

Anatomisches Institut der Universität Basel
Vorsteher: Prof. Dr. med. et phil. G. Wolf-Heidegger
Arbeit unter Leitung von Prof. Dr. K. S. Ludwig

Zum Problem der Neugliederung der Wirbelsäule

Inauguraldissertation

Zur Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie
vorgelegt der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

ROLF BAUR

aus Basel

1967



19

68

BASEL (SCHWEIZ)

S. KARGER

NEW YORK

Genehmigt von der
Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
auf Antrag der Herren Professoren Dr. K. S. LUDWIG
und Dr. A. PORTMANN

Basel, den 27. Juni 1967

Prof. Dr. H. HUBER
Dekan



Anatomisches Institut der Universität Basel
Vorsteher: Prof. Dr. med. et phil. G. Wolf-Heidegger

Zum Problem der Neugliederung der Wirbelsäule¹

ROLF BAUR

Inhalt

Einleitung	322
Literaturübersicht	322
a) Die Neugliederung der Wirbelsäule nach REMAK [1855]	322
b) Die Neugliederung der Wirbelsäule nach VON EBNER [1889]	323
c) Die Neugliederung der Wirbelsäule nach PRADER [1947]	324
d) Weitere Darstellungen der Neugliederung der Wirbelsäule	325
Material und Technik	326
a) Reptilienembryonen	326
b) Vogelembryonen	327
c) Säugerembryonen	328
d) Menschliche Embryonen	329
Befunde	330
a) Frühentwicklung der Wirbel beim Chamäleon	330
b) Frühentwicklung der Wirbel beim Hamster und andern Säugern	334
c) Spaltbildungen im Gewebe	342
d) Zählung der Intervertebralspalten	343
e) Die Wirbelsäulenregion beim Hühnerembryo im Totalpräparat	343
Diskussion	345
a) REMAKS «primitive Wirbelkörper»	345
b) VON EBNERS Intervertebralspalte und ihre Deutung	346
c) Sklerotome und Segmentierung des Wirbelsäulenblastems	349
d) Zur alternierenden Metamerie von Myotomen und Wirbelkörpern	350
e) PRADERS Verschiebungstheorie	352
f) Zur Anwendung der Gadowschen Nomenklatur	352
Zusammenfassung	353
Literatur	354

¹ Die Arbeit wurde auf Anregung und unter Leitung von Prof. Dr. K.S. LUDWIG durchgeführt.

Einleitung

Die Frühentwicklung der Wirbelsäule wird im allgemeinen als zweiphasiger Vorgang geschildert, indem eine vorübergehende erste Generation von Wirbelanlagen von einer definitiven zweiten Generation mit anders gelagerten Segmentgrenzen abgelöst wird. Diesen Umbau von der ersten Segmentierung zur definitiven bezeichnet man nach REMAK [1855] als «Neugliederung». Eingeleitet wird die Neugliederung durch das Auftreten von Spalten in der ersten Wirbelgeneration. Nach VON EBNER [1889] nennt man diese Spalten «Intervertebralspalten».

Seit REMAK [1855] und VON EBNER [1889] beschreiben die meisten Untersuchungen die Frühentwicklung der Wirbelsäule nach dem Prinzip der Neugliederung (SCHULTZE [1896], BARDEEN [1905], PIPER [1928], DAWES [1930], MOOKERDJEE [1930], GADOW [1933], VON BOCHMANN [1937], REITER [1943], SENSENIG [1943, 1949], WYBURN [1944], PRADER [1947], PEACOCK [1951]). Auch die meisten Lehrbücher halten sich an diese Darstellung (vgl. GROSSER und ORTMANN [1966], STARCK [1965], RUGH [1964], JOLLIE [1962], ROMER [1962], ROMANOFF [1960], TÖNDURY [1958], LILLIE und HAMILTON [1952], WITSCHI [1949]).

Einige Autoren dagegen stellen das Vorkommen einer Neugliederung in Frage (HERTWIG [1886], CORNING [1891], KOLLMANN [1891], MINOT [1892], WILLIAMS [1908]). Auch LUDWIG [1957] betont, daß er bei der Frühentwicklung des Atlas und der Okzipitalwirbel des Menschen keine Neugliederung beobachten konnte. Ebenso verneint BLECHSCHMIDT [1957] das Vorkommen einer Neugliederung.

Wir haben uns daher in der vorliegenden Arbeit die Aufgabe gestellt, die Frühentwicklung der Wirbelsäule von der Bereitstellung des Zellmaterials bis zur ersten Bildung von Knorpelmaterial im Hinblick auf die Entstehung der definitiven Metamerie erneut zu überprüfen.

Literaturübersicht

a) Die Neugliederung der Wirbelsäule nach REMAK [1855]

Als erster hat REMAK [1855] die Neugliederung der Wirbelsäule beschrieben. Durch Beobachtungen an Hühnerembryonen «mit Hilfe des einfachen Mikroskopes bei 15- bis 20facher Vergrößerung und bei durchfallendem Licht» kommt er zum folgenden Bild der Entwicklung der Wirbelsäule:

Aus den Somiten, die REMAK «Urwirbel» nennt, wächst Zellmaterial aus und bildet zunächst um die Chorda segmentale Zellkomplexe mit gleicher Metamerie wie die Somiten. REMAK nennt diese Segmente «primitive Wirbelkörper». Nach seinen Angaben sind sie durch «spaltförmige Lücken» voneinander getrennt. Am 5. bis 6. Tage aber verschwinden die «spaltförmigen Lücken» und die «primitiven Wirbelkörper» verschmelzen miteinander. Dafür bilden sich in der Mitte zwischen den ursprünglichen Grenzen «neue Grenzen» für die definitiven Wirbelkörper, die REMAK «sekundäre Wirbelkörper» nennt. Ein fertig ausgebildeter «sekundärer Wirbelkörper» besteht somit aus der kaudalen Hälfte des einen «primitiven Wirbelkörpers» und der kranialen Hälfte des kaudal anschließenden, d. h. die «sekundären Wirbelkörper» sind gegenüber der Lage der Somiten um ein halbes Segment verschoben. Die Bildung der definitiven Wirbel aus den Hälften zweier benachbarter «primitiven Wirbelkörper» nennt REMAK die «Neugliederung der Wirbelsäule».

Die Wirbelbogen machen nach der Darstellung REMAKS diese Neugliederung nicht mit. Sie entstehen lateral neben den Wirbelkörpern, und zwar hängen sie zuerst mit der *kaudalen* Hälfte der «primitiven Wirbelkörper» zusammen. Da diese durch die Neugliederung zur kranialen Hälfte der definitiven Wirbelkörper werden, erreichen die Wirbelbogen damit von selbst ihren kranialen Ansatz an den Wirbelkörpern, wie er in den fertig ausgebildeten Wirbeln gefunden wird.

b) Die Neugliederung der Wirbelsäule nach VON EBNER

Die erste Beschreibung der Neugliederung der Wirbelsäule anhand von histologischen Schnittserien gibt VON EBNER [1889]. Er beschreibt einen Embryo der Ringelnatter, bei dem in Frontalschnitten, auf denen die Chorda getroffen ist, noch keine Myoblasten zwischen Dermatome und Anlagematerial der Wirbelsäule zu finden sind. Bei diesem Embryo beschreibt VON EBNER ([1889], p. 197) im Wirbelsäulenblastem eine «doppelte Segmentierung, die einerseits den Urwirbeln, andererseits den bleibenden Wirbeln entspricht».

Als Grenzen, die das Gewebe in Abschnitte mit gleicher Segmentierung wie die «Urwirbel» (die Somiten) zerlegen, betrachtet VON EBNER die segmentalen Gefäße. Obwohl er betont, daß «über und unter den Blutgefäßen und zwischen denselben die

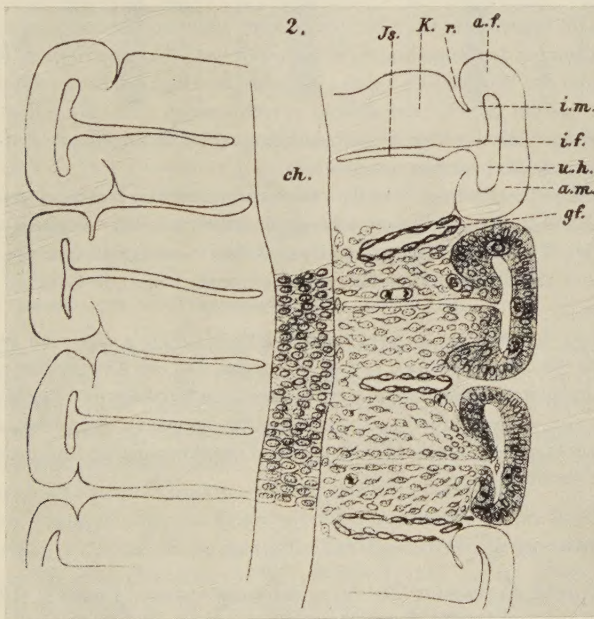


Abb. 1. Darstellung der Intervertebralspalten aus VON EBNER ([1889], p. 205, Abb. 2). Bei der «inneren Urwirbelfalte» (i.f.) gehen die «Urwirbelhöhlen» (u.h.) in die von einer Linie umrandeten Intervertebralspalten (I.s.) über, die das Anlagematerial der Wirbelsäule in Abschnitte zerlegen. Eine zweite Unterteilung des Gewebes kommt durch die Gefäße (gf) zustande, die auf der andern Körperseite als Lücken im Gewebe dargestellt werden. ch. = Chorda.

Zellen kontinuierlich zusammenhängen» (VON EBNER [1889], p. 197), zeichnet er in einer schematischen Abbildung anstelle der Gefäße breite Lücken, die von lateral zwischen den Dermatomen in das Anlagematerial der Wirbelsäule hineinragen und dieses in segmentale Blöcke unterteilen (Abb. 1).

Als Grenzen, die das Wirbelsäulengewebe in Abschnitte mit gleicher Segmentierung wie die «bleibenden Wirbel» unterteilen, findet VON EBNER Spalten, die von der Mitte der Dermatome nach medial ziehen und in deren Lumen «kein Formelement zu entdecken ist» (VON EBNER [1889], p. 197). Diese Spalten nennt VON EBNER «Intervertebralspalten» und führt sie als Beweis der Neugliederung auf, denn ihre Lage «läßt keinen Zweifel darüber, daß sie den Grenzen der späteren Wirbel entsprechen, daß also an einem solchen Präparate bereits die Neugliederung der Wirbelsäule im Sinne Remaks zu bemerken ist» (VON EBNER [1889], p. 197).

Zwischen Dermatome und Anlagematerial der Wirbelsäule findet VON EBNER eine Lücke und bezeichnet sie als «Rest der Urwirbelhöhle». In seiner Abbildung zeichnet er sie ringsum von einer feinen Linie begrenzt. Medial biegt diese Linie jedoch in der Segmentmitte rechtwinklig um in Form einer «inneren Urwirbelfalte», und zieht jetzt als kraniale und kaudale Umrandung der Intervertebralspalte nach medial. So erscheint also die Intervertebralspalte als «eine direkte Fortsetzung der Mitte der Urwirbelhöhle» (VON EBNER [1889], p. 199).

In einer zweiten Arbeit [1892], die gegen Einwände von CORNING [1891] und KOLLMANN [1891] gerichtet ist, gibt VON EBNER [1892] auch Abbildungen von Intervertebralspalten bei der Ringelnatter in späteren Entwicklungsstadien, in denen das Anlagematerial der Wirbelsäule bereits in dichte und lockere Zonen differenziert ist, während Dermatome und Urwirbelhöhle verschwunden sind. Hier liegt die Intervertebralspalte jeweils am kranialen Rande einer dichten Zone und wird nicht mehr von einer feinen Linie begrenzt gezeichnet.

In dieser Arbeit verwendet VON EBNER auch zum ersten Mal zwei Begriffe, die in der Diskussion der Neugliederung eine große Rolle spielen: «Sklerotom» für die Abschnitte des Wirbelsäulenblastems, die zwischen zwei der metameren Gefäße gelegen sind, und «Sklerotomhälfte» für die Abschnitte zwischen Gefäßen und Intervertebralspalten.

Ebenfalls in dieser Arbeit bringt VON EBNER ([1892], p. 256), ein funktionelles Argument für die Neugliederung, indem er angibt, daß die Neugliederung nötig sei, damit eine alternierende Metamerie der segmentalen Muskeln und der Wirbelkörper entstehe, da erst so «ein funktionell brauchbarer Apparat» zustandekommt. Ohne Neugliederung lägen die Muskeln neben den Wirbelkörpern und könnten diese gar nicht gegeneinander bewegen.

c) Die Neugliederung der Wirbelsäule nach PRADER

Eine besondere Auffassung der Neugliederung vertritt PRADER [1947] in Anlehnung an BARDEEN [1905]. Seine Darstellung basiert auf Beobachtungen an Sagittalschnittserien von 5 menschlichen Embryonen, die er im Hinblick auf die Entwicklung der Zwischenwirbelscheiben untersucht hat.

In den jüngeren Embryonalstadien liegt nach PRADER [1947] dichtes Gewebe nur kaudal von der Intervertebralspalte, in späteren Stadien aber tritt neben dieser kaudalen dichten Zone noch eine zweite etwas schmalere auf, die kranial der Intervertebralspalte gelegen ist. Aus den Sagittalschnitten rekonstruiert er schematische

Frontalschnittbilder (Abb. 2), auf denen dargestellt ist, wie sich die Verdichtung des Gewebes allmählich nach kranial verlagert und sich gleichzeitig das Gewebe von kaudal her etwas auflockert, bis die dichte Zone beidseits der (mittlerweile verschwundenen) Intervertebralspalte zu liegen kommt. Damit ist erreicht, daß die Wirbelkörper mit den Muskelsegmenten alternieren. Die Zwischenwirbelscheibe geht nach PRADER [1947] aus einem Teil der kranialen und einem Teil der kaudalen Sklerotomhälfte hervor, ist also aus zwei Teilen zusammengesetzt. Die Verschiebung der Grenzen hat auch zur Folge, daß die Gefäße in den älteren Embryonalstadien neben den Wirbelkörpern liegen, während sie in den jüngeren Stadien als Grenze zwischen zwei Sklerotomen lagen. Es findet also nach PRADER [1947] zwar eine Neugliederung statt, es ist aber nach seiner Darstellung (p. 81) «keine bloße Umgruppierung starrer Sklerotomhälfte, sondern eine dynamische, fließende Umgestaltung».

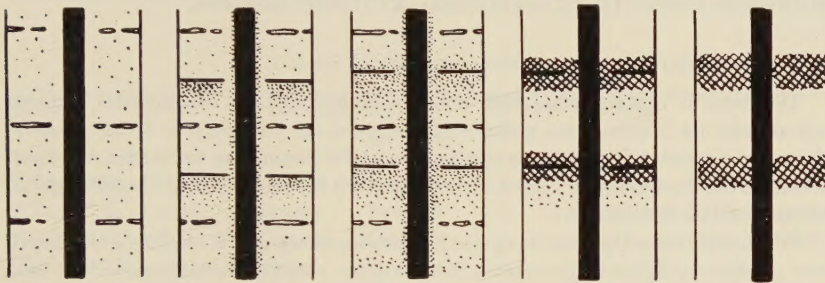


Abb. 2. Schema der Wirbelsäulenentwicklung aus PRADER ([1947], Abb. 9). Anfänglich findet sich dichtes Gewebe nur kaudal der Intervertebralspalten, später auch kranial davon, während von kaudal her die dichten Gewebeschichten aufgelockert werden. Damit kommt eine kranialwärts gerichtete Verschiebung der Anlagen von Wirbelkörpern und Zwischenwirbelscheiben zustande.

d) Weitere Darstellungen der Neugliederung der Wirbelsäule

Die meisten Untersuchungen über die Frühentwicklung der Wirbelsäule schließen sich im wesentlichen der Darstellung von REMAK [1855] und von EBNER [1889, 1892] an, lediglich einige Einzelheiten werden etwas abgeändert dargestellt. So gibt SENSENIG [1943, 1949] an, der bleibende Wirbelkörper setze sich nicht genau aus den benachbarten Hälften zweier Sklerotome zusammen, sondern bestehe aus zwei Dritteln des einen und einem Drittel des anschließenden Sklerotoms.

In einigen Arbeiten wird die Frage diskutiert, ob Rippen und Wirbelbogen aus der kranialen oder der kaudalen Sklerotomhälfte gebildet würden, oder aus beiden zusammengesetzt seien (BARDEEN [1905], PIPER [1928], DAWES [1930], VON BOCHMANN [1937], SENSENIG [1943, 1949], REITER [1943], WYBURN [1944], PEACOCK [1951]).

Eine weitere Frage betrifft die Intervertebralspalte: Nach VON EBNER [1889] hängt sie bei der Ringelnatter von Anfang an mit der «Ursegmenthöhle» zusammen, beim Huhn dagegen erst sekundär. Spätere Autoren haben diesen Befund erweitert und verallgemeinert, indem sie bei Reptilien einen primären Zusammenhang, bei Vögeln einen sekundären, bei Säugern jedoch keinen Zusammenhang mehr finden (vgl. SCHULTZE [1896]).

Material und Technik

Die untersuchten Präparate stammen zum Teil aus der Sammlung des Basler Anatomischen Institutes, zum andern Teil wurden Schnittserien von Chamäleon, Hühnchen und Goldhamster für die vorliegende Untersuchung eigens angefertigt. Die Embryonen für die neu gefertigten Präparate wurden teils in Bouin, teils in Carnoy fixiert, über Methylbenzoat und Benzol in Paraffin eingebettet und zu Schnittserien verarbeitet. Als Übersichtsfärbungen wurden Azan und Hämalaun-Benzopurpurin verwendet. Zum Nachweis der frühen Knorpelbildung diente die Färbung der sauren Mucopolysaccharide mit Alcianblau und die Darstellung von säurefreien Mucopolysacchariden durch die PAS-Reaktion (beide Färbungen siehe KISZELY-POSALAKY [1964]). Ferner wurde die Silberimprägnation nach Gömöri zur Darstellung der Bindegewebsfasern (ROMEIS [1948], § 1533) und die Färbung mit Methylgrün-Pyronin (vgl. KISZELY-POSALAKY [1964]) verwendet.

a) Reptilienembryonen

Die Befunde von EBNERS [1889, 1892] an Embryonen der Ringelnatter konnten wir anhand der Schnittserien von zwei Embryonen der Ringelnatter (*Natrix natrix*) des entsprechenden Entwicklungszustandes aus der Sammlung des Basler Anatomischen Institutes überprüfen. Es handelt sich um mit Carmin gefärbte Paraffinschnittserien von 15 μ Schnittdicke.

Die ausführliche Untersuchung der Frühentwicklung der Wirbelsäule bei Reptilien erfolgte an eigens angefertigten Schnittserien von Embryonalstadien des Chamäleons (*Chamaeleo bitaeniatus* Elliotti, Gunther) (vgl. Tabelle I). Die Embryonen sind nach der Normentafel von HERLANT und PASTEELS [1955] bezeichnet, die für die ganze Embryonalentwicklung vier Altersstufen (A–D) zu je 12 Stadien vorsieht. Für unsere Untersuchungen benutzt wurden 9 Stadien zwischen C5 bis D2. Die Embryonen wurden mitsamt dem Ovidukt in Bouin fixiert, dann herauspräpariert und nach Paraffineinbettung zu Schnittserien verarbeitet. Die näheren Angaben sind der

Tabelle I. Chamäleonembryonen

Bezeichnung	Länge (SSL)	Fixierung	Schnitt- richtung	Schnitt- dicke	Färbung
C5/1	3 mm	Bouin	Frontal	7 μ	Hämalaun-Benzopurpurin
C5/2	3 mm	Bouin	Quer	7 μ	Hämalaun-Benzopurpurin
C6/1	3,5 mm	Bouin	Frontal	7 μ	Hämalaun-Benzopurpurin
C7–8/1	5,5 mm	Bouin	Frontal	7 μ	Hämalaun-Benzopurpurin
C8–9/1	5 mm	Bouin	Frontal	7 μ	Azan
C10/1	5 mm	Bouin	Frontal	7 μ	Azan
C11/1	5,5 mm	Bouin	Frontal	7 μ	Azan
C12/1	6 mm	Bouin	Frontal	7 μ	Azan
D1/1	6 mm	Bouin	Quer	6 μ	Azan
D1/2	6 mm	Bouin	Sagittal	6 μ	Azan
D1/3	6 mm	Bouin	Frontal	6 μ	Azan
D2/1	6 mm	Bouin	Quer	6 μ	Azan
D2/2	6 mm	Bouin	Sagittal	6 μ	Azan
D2/3	6 mm	Bouin	Frontal	6 μ	Azan

Tabelle I zu entnehmen. Ferner wurden carmingefärbte Paraffinschnittserien von 7 Embryonen verschiedener Eidechsenarten (*Lacerta viridis*, *vivipara*, *agilis*, *muralis*) aus der Institutssammlung mitbenützt.

b) *Vogelembryonen*

Entsprechend dem Vorgehen von REMAK [1855] haben wir Totalpräparate von Hühnerembryonen bei Lupenvergrößerung untersucht. Es handelt sich um mit Boraxcarmin gefärbte Präparate aus dem Basler Anatomischen Institut, wobei für unsere Untersuchungen vor allem solche wichtig sind, deren Entwicklungszustand einem Alter von 5 bis 6 Tagen entspricht. Ferner haben wir, um die Verbindung zwischen Totalpräparat und histologischem Schnitt herzustellen, Hühnereier bei einer Temperatur von 38° C bebrütet und je einen Embryo vom 5. und 6. Tage zuerst bei durchfallendem Licht als Totalpräparat untersucht, und zwar nach Aufhellen in

Tabelle II. Hamsterembryonen

Alter	Größe	Fixierung	Schnitt- richtung	Schnitt- dicke	Färbung
9.Tag 09 h	2–3 mm	Carnoy	Frontal	7 μ	Hämalaun-Benzopurpurin
9.Tag 19 h	3 mm	Carnoy	Frontal	7 μ	Hämalaun-Benzopurpurin
9.Tag 19 h	3 mm	Carnoy	Quer	7 μ	Hämalaun-Benzopurpurin
10.Tag 09 h	4–5 mm	Bouin	Quer	7 μ	Azan (2 Embryonen)
10.Tag 09 h	4–5 mm	Bouin	Frontal	7 μ	Azan, H.Bp. (6 Embryonen)
11.Tag 09 h	7–8 mm	Bouin	Frontal	6 μ	Azan
11.Tag 09 h	7–8 mm	Bouin	Quer	6 μ	Azan
11.Tag 09 h	7–8 mm	Bouin	Sagittal	6 μ	Azan
11.Tag 18 h	7–8 mm	Carnoy	Frontal	7 μ	Azan, H.Bp., Alcianblau
11.Tag 18 h	7–8 mm	Carnoy	Sagittal	7 μ	Azan
11.Tag 23 h	7–8 mm	Carnoy	Frontal	7 μ	H.Bp., Alcianblau, Methylgrün-Pyronin
11.Tag 24 h	7–8 mm	Carnoy	Frontal	7 μ	Azan, Alcianblau, Methylgrün-Pyronin
12.Tag 04 h	8 mm	Carnoy	Sagittal	7 μ	Methylgrün-Pyronin
12.Tag 08 h	8–9 mm	Carnoy	Frontal	7 μ	Azan, H.Bp., Alcianblau, Methylgrün-Pyronin
12.Tag 09 h	8–9 mm	Bouin	Frontal	7 μ	Azan
12.Tag 09 h	8–9 mm	Bouin	Quer	6 μ	Azan
12.Tag 20 h	10 mm	Bouin	Frontal	7 μ	Hämalaun-Benzopurpurin
12.Tag 20 h	10 mm	Bouin	Quer	7 μ	Azan
12.Tag 20 h	10 mm	Bouin	Sagittal	7 μ	Azan
13.Tag 09 h	10–11 mm	Carnoy	Frontal	7 μ	Azan, PAS, Alcianblau, Gömöri
13.Tag 09 h	10–11 mm	Carnoy	Quer	7 μ	Azan
13.Tag 09 h	10–11 mm	Carnoy	Sagittal	6 μ	Azan

H.Bp. = Hämalaun-Benzopurpurin.

Methylbenzoat, dann die gleichen Embryonen in Paraffin eingebettet und zu Schnittserien verarbeitet. Die Schnittdicke betrug $7\ \mu$. Gefärbt wurden die Präparate mit Hämalaun-Benzopurpurin, Silberimprägnation nach Gömöri und mit Methylgrün-Pyronin.

Zur histologischen Untersuchung und zur Nachprüfung der an Vögeln erhobenen Befunde (REMAK [1855], WILLIAMS [1908], PIPER [1928], LILLIE und HAMILTON [1952]) standen uns ferner aus der Institutssammlung Schnittserien von 6 Embryonen des Hühnchens, 9 Embryonen der Ente und einem Embryo der Amsel zur Verfügung, die das für unsere Untersuchung geeignete Entwicklungsalter aufweisen. Es handelt sich um Paraffinschnittserien von $7\ \mu$ mit den Färbungen Carmin, Alaun-Cochenille und Hämatoxylin-Eosin.

Tabelle III. Mausembryonen

Alter	Länge	Schnitt- richtung	Schnitt- dicke	Färbung
9.Tag		Frontal	$6\ \mu$	Alaun-Cochenille
9.-10.Tag	4 mm	Frontal	$6\ \mu$	Azan
10.Tag	5 mm	Frontal	$10\ \mu$	Alaun-Cochenille
10.Tag		Frontal	$6\ \mu$	Hämatoxylin-Chromotrop
10 $\frac{1}{2}$ Tage		Frontal	$6\ \mu$	Alaun-Cochenille
12.Tag	8 mm	Quer	$10\ \mu$	Alaun-Cochenille
12.Tag		Quer	$7\ \mu$	Hämatoxylin-Chromotrop
12.Tag	8 mm	Frontal	$10\ \mu$	Alaun-Cochenille
12.Tag		Frontal	$7\ \frac{1}{2}\ \mu$	Hämatoxylin-Chromotrop
12.Tag		Frontal	$7\ \frac{1}{2}\ \mu$	Azan
12.Tag		Frontal	$7\ \mu$	Hämatoxylin-Chromotrop
12.Tag	9 mm	Sagittal	$7\ \mu$	Hämatoxylin-Chromotrop
13.Tag	10 mm	Frontal	$7\ \mu$	Hämatoxylin-Chromotrop

c) Säugerembryonen

Zur Untersuchung der Frühentwicklung der Wirbelsäule bei Säugern wurden Serienschnitte von Embryonalstadien des syrischen Goldhamsters (*Mesocricetus auratus* Waterh.) angefertigt (vgl. Tabelle II). Es wurde besonders darauf geachtet, eine Reihe von nahe aufeinanderfolgenden Embryonalstadien zu gewinnen. Die Embryonen wurden sofort nach dem Tode des Muttertieres aus dem Uterus heraus, präpariert und in die Fixierungsflüssigkeit übergeführt. Die Angaben über Größe, Schnittrichtung und Färbung sind der Tabelle II zu entnehmen. Die Reihenfolge der in der Tabelle erwähnten Embryonen dem Alter nach gerechnet entspricht auch gleichzeitig der Reihenfolge in der morphologischen Entwicklung. Als Richtebene für die Frontal- und Querschnitte wurde eine Ebene gewählt, die durch die Wurzeln der vier Extremitätenanlagen geht.

Zur Überprüfung der an Nagern (hauptsächlich Ratte und Maus) erhobenen Befunde (WEISS [1901], DAWES [1930], VON BOCHMANN [1937], SENSENIG [1943]) dienten ferner Schnittserien von Embryonalstadien der Maus (*Mus musculus*) aus der Sammlung des Basler Anatomischen Institutes. Die näheren Angaben gibt Tabelle III. Zusätzlich wurden Schnittserien von 13 Embryonen des Maulwurfs (*Talpa euro-*

paea), 6 Embryonen des Meerschweinchens (*Cavia cobaya*), 4 Embryonen des Schweines (*Sus scrofa*) und 3 Embryonen des Rindes aus der Institutssammlung untersucht. Es handelt sich um Paraffinschnittserien von 7μ , seltener von 15μ Schnittdicke mit den Färbungen Azan, Hämalaun-Benzopurpurin, Carmin, Alaun-Cochenille, Hämatoxylin-Eosin.

d) Menschliche Embryonen

Zum Studium der Wirbelsäulenentwicklung beim Menschen und zur Überprüfung der an menschlichen Embryonen erhobenen Befunde (KOLLMANN [1891], BARDEEN [1905], REITER [1943], WYBURN [1944], PRADER [1947], SENSENIG [1949], PEACOCK [1951], BLECHSCHMIDT [1957], LUDWIG [1957], TÖNDURY [1958]) benutzten wir die in Tabelle IV aufgeführten Schnittserien von menschlichen Embryonen aus der Sammlung des Basler Anatomischen Institutes.

Tabelle IV. Menschliche Embryonen

Bezeichnung	Größe (SSL)	Fixierung	Schnitt- richtung	Schnitt- dicke	Färbung
28.7.54	4–5 mm	Bouin	Frontal	6μ	Azan
Br 1934	3,6 mm	Bouin	Frontal	10μ	Alaun-Cochenille
Hü 1927	6,1 mm	Bouin	Quer	10μ	Alaun-Cochenille
ck 1925	6,5 mm	Bouin	Frontal	10μ	Alaun-Cochenille
Hü 1932	6,8 mm	Bouin	Frontal	10μ	Hämatoxylin-Thiazinrot-Pikrinsäure
Bänziger	7 mm	Bouin	Frontal	6μ	Azan
Pfy 1 47	7 mm	Bouin	Sagittal	10μ	Alaun-Cochenille
Ve 1	7 mm	Bouin	Sagittal	10μ	Azan
FrSp 43	7 mm	Bouin	Frontal	6μ	Azan
La 1903	7 mm	Bouin	Quer bis frontal	20μ	Hämatoxylin-Eosin
Br 1924	7,2 mm	Bouin	Frontal	10μ	Alaun-Cochenille
Oe 1	7,5 mm	Bouin	Frontal	10μ	Azocarmin
Ve 1932	9,5 mm	Bouin	Quer	10μ	Hämatoxylin-Thiazinrot-Pikrinsäure
17.5.51	8 mm	Bouin	Quer	6μ	Azan
Egli 1951	9 mm	Bouin	Frontal	6μ	Azan
KSL 1964	9 mm	Bouin	Frontal	7μ	Azan
KSL 1964	9 mm	Bouin	Sagittal	7μ	Azan
15.9.53	10 mm	Bouin	Frontal	6μ	Azan
1947	11 mm	Bouin	Sagittal	6μ	Azan
Ve 1929	12 mm	Bouin	Sagittal	10μ	Anthrazenblau-Alizarinrot
22.4.47	12 mm	Bouin	Frontal	6μ	Hämatoxylin-Benzopurpurin
28.10.52	12 mm	Bouin	Frontal	6μ	Azan
Biel 1947	12 mm	Bouin	Sagittal	6μ	Azan
Hü 1929	12,5 mm	Bouin	Sagittal	10μ	Anthrazenblau-Alizarinrot
Riechen 38	13 mm	Bouin	Frontal	6μ	Azan

Befunde

a) Frühentwicklung der Wirbel beim Chamäleon

Die Frühentwicklung der Wirbel bis zur Verknorpelung soll zunächst an Embryonalstadien des Chamäleons beschrieben werden, und zwar anhand von Frontalschnitten der Thorakalregion.

Beim jüngsten Stadium unserer Chamäleonembryonen (Stadium C5 nach HERLANT und PASTEELS [1955], Abb.3) finden wir in der Umgebung der Chorda dorsalis bereits das Anlagematerial der Wirbelsäule bereitgestellt. Das Material bildet eine unsegmentierte Einheit ohne erkennbare Gliederung. In diesem Stadium sind keine Somiten mehr zu sehen. Ihre ursprüngliche Lage läßt sich aber noch erkennen, sowohl anhand der Dermatome, deren Zellen gegen medial einer Basalmembran aufsitzen, wie auch anhand der metameren Gefäße, die medial von den Grenzen zweier benachbarter Dermatome

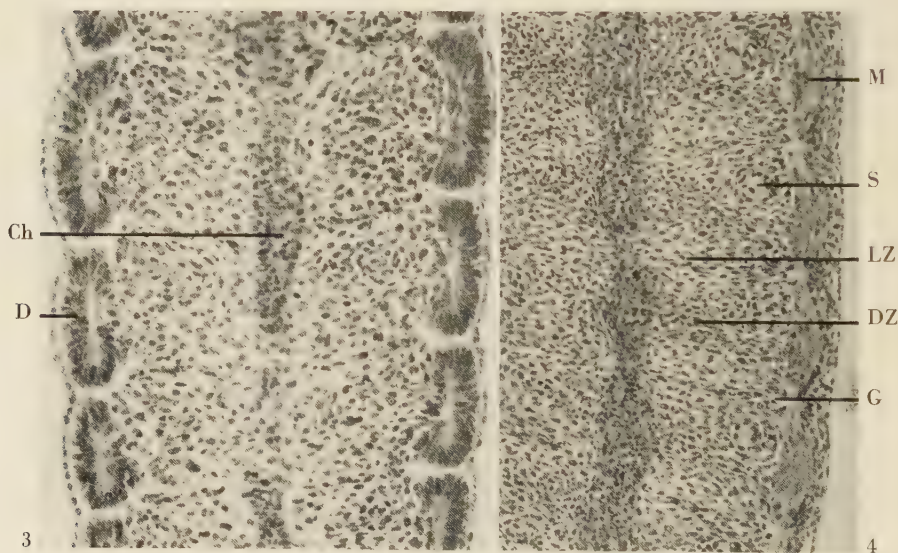


Abb. 3. Embryo Chamäleon C5/1, 3 mm SSL, Thorakalregion frontal, 7μ , Hämalan-Benzopurpurin, Schnitt 1/4/7. Das beidseits zwischen Chorda (Ch) und Dermatomen (D) gelegene Anlagematerial der Wirbelsäule bildet eine vollkommen unsegmentierte Einheit. Intervertebralspalten sind keine zu erkennen.

Abb. 4. Embryo Chamäleon C6/1, 3,5 mm SSL, Thorakalregion frontal, 7μ , Hämalan-Benzopurpurin, Schnitt 1/5/7. Das Anlagematerial der Wirbelsäule beginnt sich in lockere Zonen (LZ) und dichte Zonen (DZ) zu differenzieren. Der Zellverband der Dermatome hat sich aufgelöst. In diesem Stadium sind auch Myotome (M) und Spinalnerven (S) zu finden. Die metameren Gefäße (G) sind nur undeutlich zu sehen.

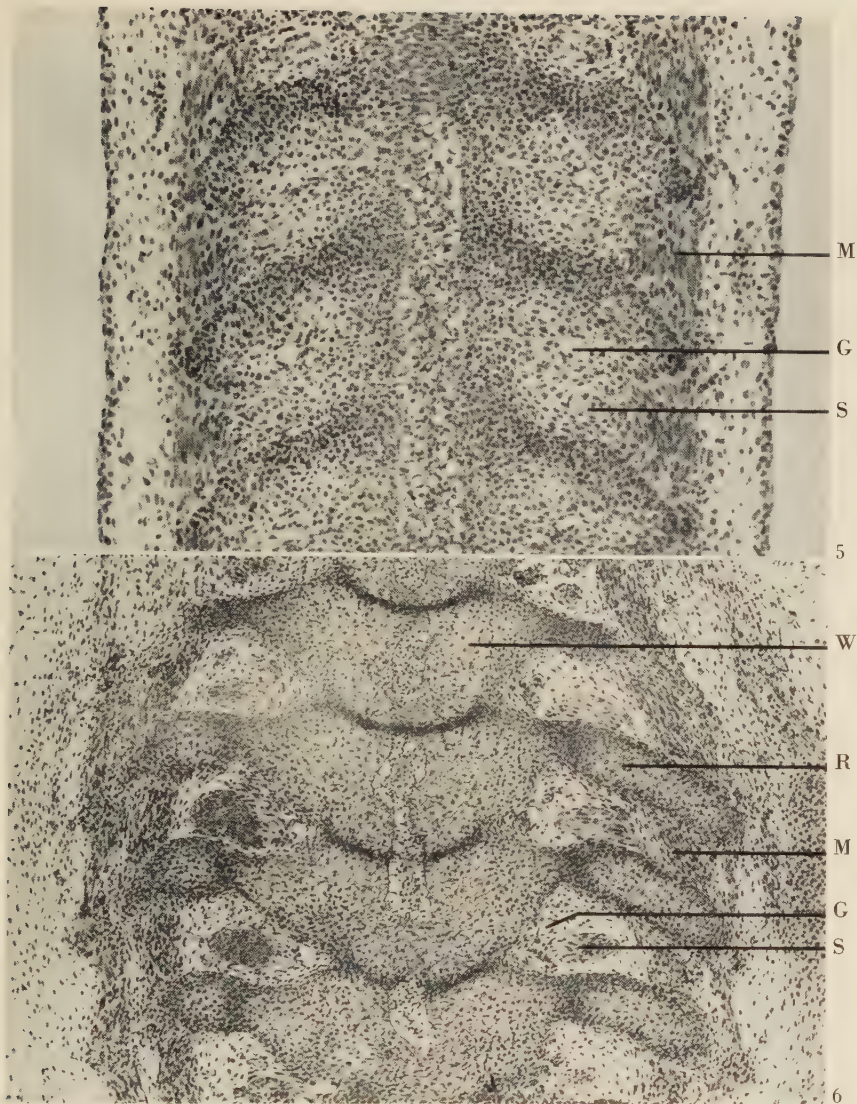


Abb. 5. Chamäleonembryo C12/1, 6 mm SSL, Thorakalregion frontal, 7 μ , Azan, Schnitt 1/8/8. Die Differenzierung des Anlagematerials der Wirbelsäule in dichte Zonen und lockere Zonen ist weiter fortgeschritten. Die dichten Zonen sind im lateralen Bereich kaudalwärts abgebogen und dringen zwischen die Myotome (M) ein. Im lateralen Teil der lockeren Zonen liegen die metameren Gefäße (G) und Spinalnerven (S). Intervertebralspalten sind keine zu erkennen.

Abb. 6. Chamäleonembryo D2/3, 6 mm SSL, Thorakalregion frontal, 6 μ , Azan, Schnitt 3/5/5. Im medialen Bereich der lockeren Zonen sind die knorpeligen Wirbelkörper (W) entstanden. Der laterale Bereich mit den Gefäßen (G) und den Spinalnerven (S) bleibt knorpelfrei. Der laterale Bereich der dichten Zonen ist verknorpelt und stellt die Anlagen der Rippen (R) dar. An diesen setzen die Interkostalmuskeln (M) an.

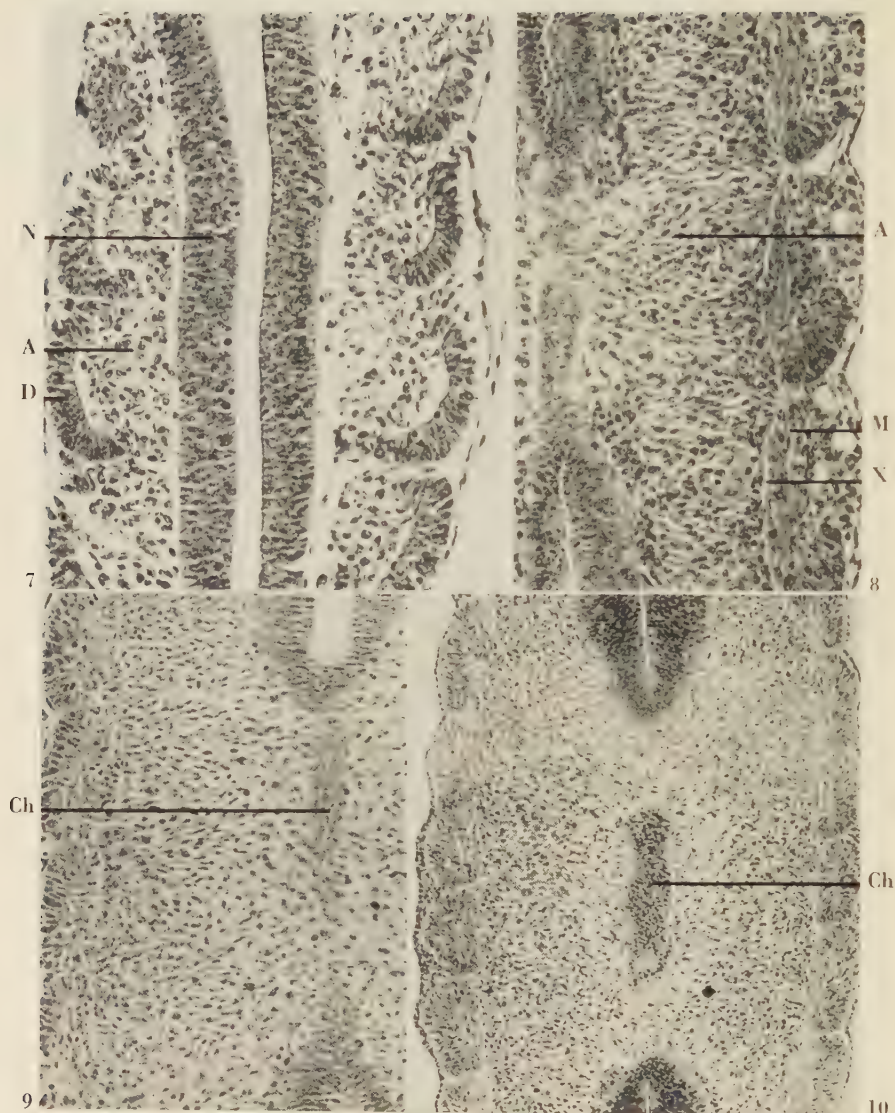


Abb. 7. Hamsterembryo, 9.Tag abends, 2–3 mm SSL, Thorakalregion frontal, 7 μ , Hämalaun-Benzopurpurin, Schnitt 1/2/5. Das durch Auflösung des kompakten Zellverbandes im medialen Bereich der Somiten entstandene Anlagematerial der Wirbelsäule (A) zeigt schon im frühesten Stadium seiner Bereitstellung keine Segmentierung. Durch Schrumpfung hat sich das Gewebe etwas vom Neuralrohr (N) abgelöst, ebenso stellenweise von der Basalmembran der Dermatome (D).

Abb. 8. Hamsterembryo, 10.Tag, 4–5 mm SSL, Thorakalregion frontal, 7 μ , Hämalaun-Benzopurpurin, Schnitt 1/4/1. Auch in späteren Stadien bildet das Anlage-

im Anlagematerial der Wirbelsäule verlaufen. Spinalnerven und Myotome, die uns ebenfalls zur Abgrenzung dienen könnten, sind in diesem Stadium auf Frontalschnitten, in denen die Chorda getroffen ist, noch keine zu finden.

Im nächsten Stadium unserer Chamäleonserie (Stadium C6 nach HERLANT und PASTEELS [1955], Abb. 4) haben die Dermatome ihren kompakten Zellverband aufgegeben und bilden eine unter der Epidermisanlage liegende unsegmentierte Zellmasse. Hingegen lassen die jetzt deutlich ausgebildeten metameren Muskelanlagen (Myotome) auch in diesem Stadium die ursprüngliche Lage der Somiten noch erkennen. Das in der Umgebung der Chorda liegende Anlagematerial der Wirbelsäule wird durchzogen von den Spinalnerven, die medial von der kranialen Hälfte der Myotome liegen, und den metameren Gefäßen, die medial von den Grenzen zweier benachbarter Myotome gelegen sind. Die Wirbelsäulenanlage bildet aber auch in diesem Stadium eine kontinuierliche Einheit ohne Unterteilung durch Intervertebralspalten. Es beginnt sich jedoch eine Differenzierung in hintereinanderliegende dichtere und lockere Bereiche abzuzeichnen. Der Schwerpunkt der lockeren Bereiche liegt, wie die metameren Gefäße, etwa medial von den Grenzen zweier benachbarter Myotome, die dichten Zonen konzentrieren sich mehr auf das medial von der kaudalen Myotomhälfte gelegene Gebiet.

Bei den Stadien C7 bis C12 nach HERLANT und PASTEELS [1955] beobachten wir eine allmählich fortschreitende Differenzierung der dichten und lockeren Zonen im Anlagematerial der Wirbelsäule, jedoch bleiben die Lageverhältnisse im wesentlichen die gleichen. Das Zentrum der lockeren Zonen liegt medial von den Grenzen zweier benachbarter Myotome (Abb. 5). Von da aus erstrecken sie sich um etwa ein Drittel der Myotomlänge nach kranial und kaudal. Gefäße und Nerven liegen also innerhalb der lockeren Zonen. Die dichten Zonen sind etwas schmaler als die lockeren und reichen in ihrem me-

material der Wirbelsäule eine unsegmentierte Einheit. Intervertebralspalten sind keine zu finden, wohl aber zuweilen Risse (X) zwischen Myotomen (M) und Anlagematerial der Wirbelsäule (A).

Abb. 9. Mausembryo, 10. Tag, 55 mm SSL, Thorakalregion frontal, 10 μ , Alaun-Cochenille, Schnitt 6/9/2. Das in der Umgebung der Chorda (Ch) liegende Anlagematerial der Wirbelsäule bildet eine unsegmentierte Einheit.

Abb. 10. Embryo Mensch 28.7.54. A, 4-5 mm SSL, Thorakalregion frontal, Azan, Schnitt 14/6/5. Auch bei diesem Embryo läßt das Anlagematerial der Wirbelsäule keine Gliederung erkennen.

dialen Bereich gegen kranial etwa bis zu einer Linie, welche die Mitte von zwei sich links und rechts gegenüberliegenden Myotomen verbinden würde. Nach lateral sind die dichten Zonen im Bereich ventral des Chordaniveaus kaudalwärts abgebogen und dringen zwischen die Myotome ein. Dorsal vom Chordaniveau jedoch dringen sie nicht zwischen die Myotome vor, sondern verlaufen zwischen Neuralrohr und kaudaler Hälfte der Myotome.

Im Stadium D2 nach HERLANT und PASTEELS [1955] hat sich im Wirbelsäulenblastem Knorpelmaterial gebildet (Abb. 6). Aus dem medialen Bereich der lockeren Zonen entstehen durch die Einlagerung von Interzellulärsubstanz die knorpeligen Wirbelkörper, der laterale Bereich dagegen, in dem die Gefäße und Nerven verlaufen, bleibt knorpelfrei. Aus dem lateralen Bereich der dichten Zonen bilden sich ventral die knorpeligen Rippen, dorsal die knorpeligen Wirbelbögen, die an die Wirbelkörper Anschluß gewinnen. In der Übergangszone zwischen Wirbelbogen und Wirbelkörper findet sich ein Bereich mit etwas kleinblasigerem Knorpel. Das zwischen den Wirbelkörpern liegende mediale Gebiet der dichten Zonen bleibt knorpelfrei und wird durch die Ausdehnung der Wirbelkörper von kranial und kaudal her etwas verschmälert. Die metameren Muskelanlagen setzen zum großen Teil an den knorpeligen Rippen an und werden so zur Interkostalmuskulatur.

b) Frühentwicklung der Wirbel beim Hamster und anderen Säugern

Die Frühentwicklung der Wirbelsäule bei Säugern soll am Beispiel des Goldhamsters geschildert werden, und zwar anhand von Frontalschnitten der Thorakalregion. Die Entwicklung zeigt im wesentlichen den gleichen Ablauf wie beim Chamäleon.

Bei einem Hamsterembryo vom Abend des 9. Embryonaltages (Abb. 7) lassen nur noch die gegen medial auf einer Basalmembran aufsitzenden Zellkomplexe der Dermatome die ursprüngliche Segmentierung erkennen. Aus dem medialen Bereich der Somiten hingegen hat sich durch Auflösung des Zellverbandes das Anlagematerial der Wirbelsäule gebildet. Dieses läßt schon in den frühesten Stadien seiner Bereitstellung keinerlei Gliederung mehr erkennen. Intervertebralspalten sind keine zu sehen. Zuweilen finden sich Lücken zwischen der Basalmembran der Dermatome und dem Anlagematerial der Wirbelsäule (Abb. 7).

Bei einem Hamsterembryo vom Morgen des 10. Embryonaltages

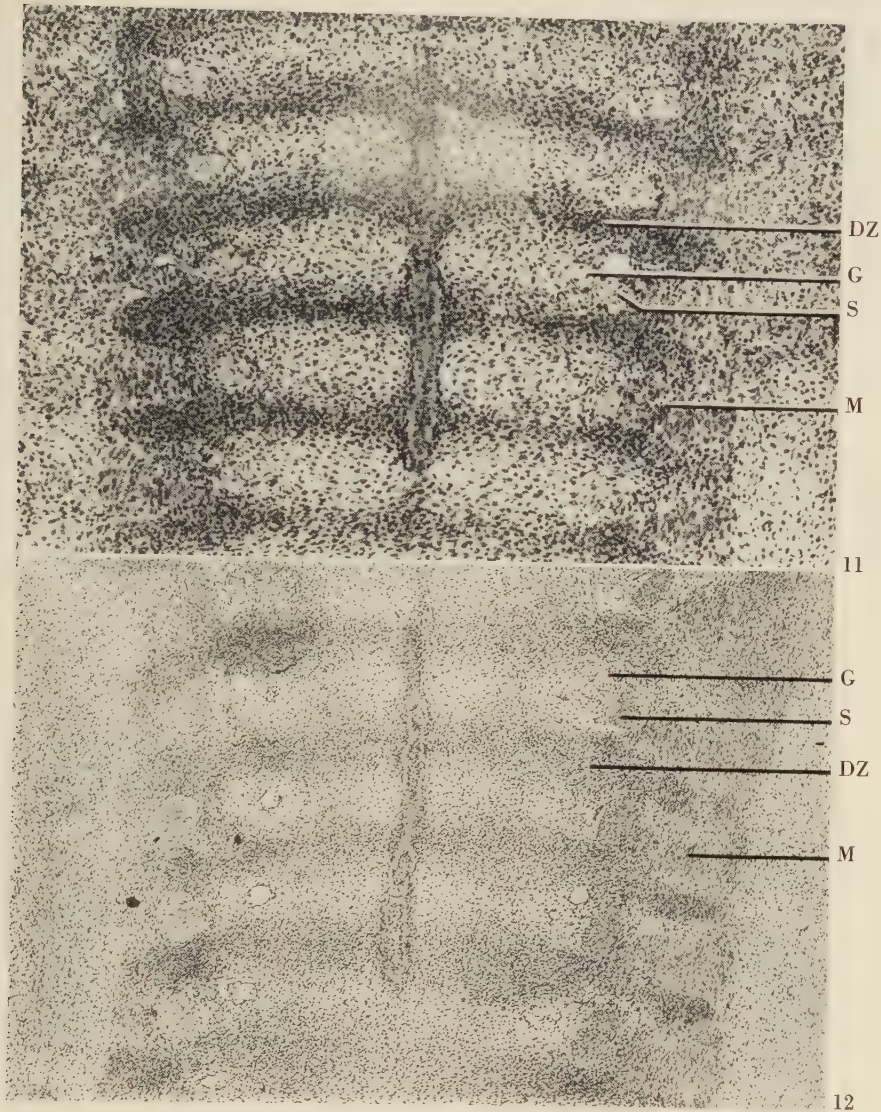


Abb. 11. Hamsterembryo, 11.Tag morgens, 7–8 mm SSL, Thorakalregion frontal, 7 μ , Azan, Schnitt 5/3/1. Die dichten Zonen (DZ) sind im lateralen Bereich weniger kaudalwärts abgebogen als beim Chamäleon (vgl. Abb. 5), dringen aber auch zwischen die Myotome (M) ein. Im lateralen Bereich der lockeren Zonen liegen die meta-meren Gefäße (G) und Spinalnerven (S). Intervertebralspalten sind keine zu finden.

Abb. 12. Menschlicher Embryo 15. 9. 53, 10 mm SSL, Thorakalregion frontal, 7 μ , Azan, Schnitt 8/6/2. Das Präparat zeigt im wesentlichen die gleichen Verhältnisse wie beim Hamster (vgl. Abb. 11).

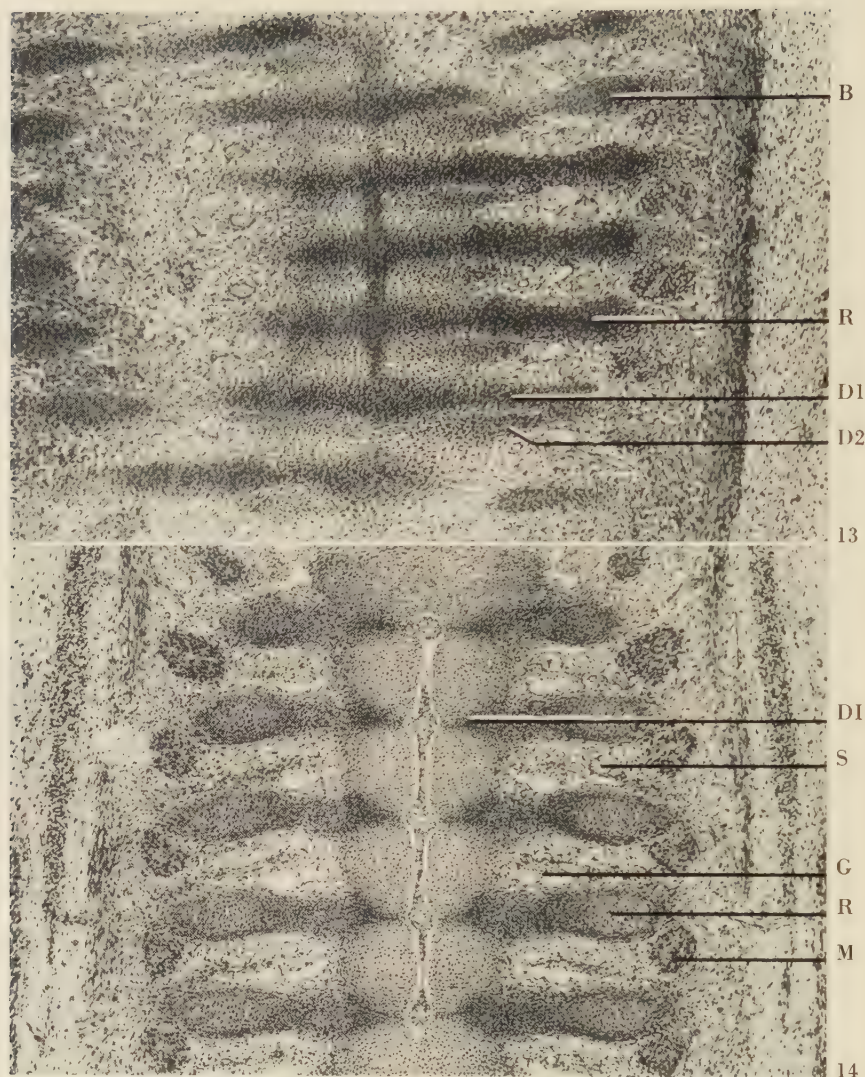


Abb. 13. Mausembryo, 12.Tag, Thorakalregion frontal, 7μ , Hämatoxylin-Chromotrop, Schnitt 3/1/3. Die ursprünglich einheitlichen dichten Zonen haben sich in diesem Stadium im lateralen Bereich in Rippen (R) und Wirbelbogen (B) differenziert. Dies kann in Frontalschnitten auf dem Niveau der Chorda zum Bild von zwei hintereinanderliegenden dichten Zonen (D1 und D2) führen.

Abb. 14. Hamsterembryo, 12.Tag abends, 10 mm SSL, Thorakalregion frontal, 7μ , Hämalau-Benzopurpurin, Schnitt 8/3/3. Aus dem medialen Bereich der lockeren Zonen sind die knorpeligen Wirbelkörper entstanden. Der laterale Bereich mit den Gefäßen (G) und Spinalnerven (S) bleibt knorpelfrei, wie auch der mediale Bereich der dichten Zonen, der die Anlagen der Disci intervertebrales darstellt (D1). Aus dem

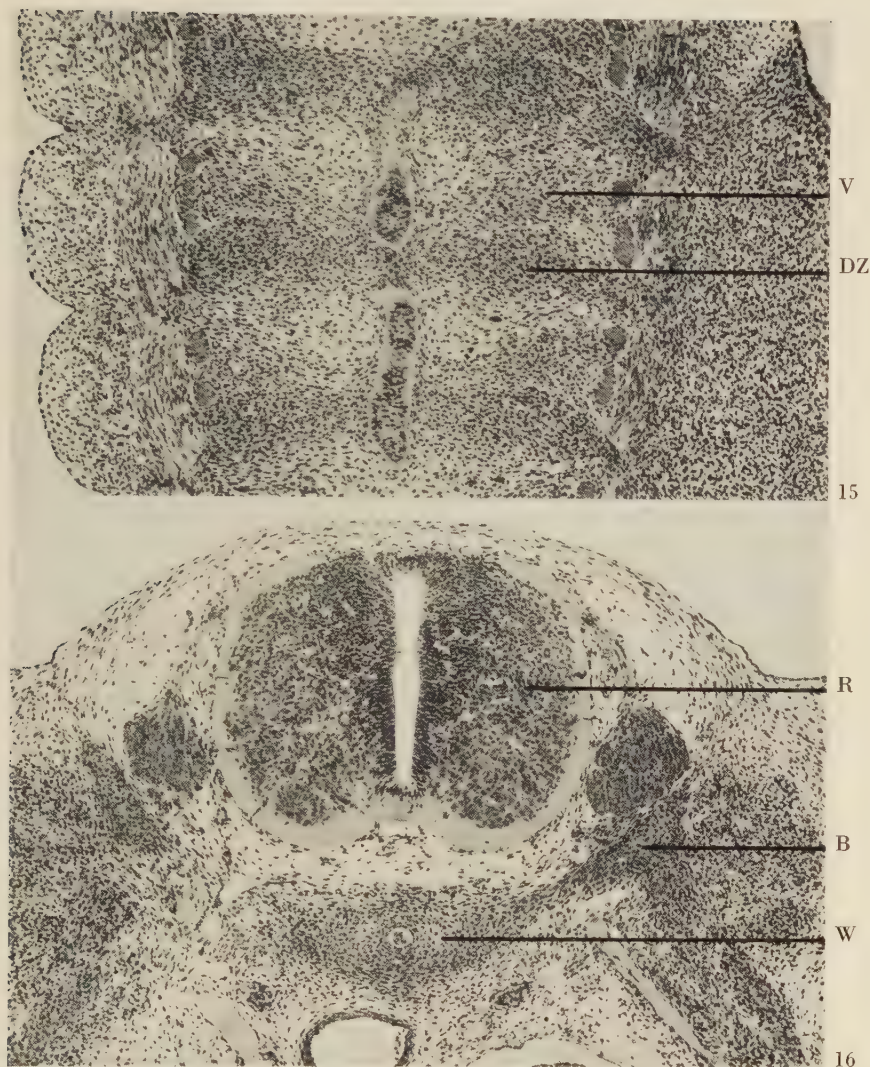


Abb. 15. Embryo Egli, Mensch, 9 mm SSL, Thorakalregion frontal, 6μ , Azan, Schnitt 32/7/5. Außer den dichten Zonen (DZ) des Wirbelsäulenblastems findet sich eine leichte Verdichtung des Gewebes (V) im lateralen Bereich der lockeren Zonen.

Abb. 16. Hamsterembryo, 12.Tag morgens, 8–9 mm SSL, Thorakalregion quer, 7μ , Azan, Schnitt 22/7/4. Ventral vom Rückenmark (R) liegt die in Verknorpelung begriffene Anlage eines Wirbelkörpers (W). Die Wirbelbogen (B) steigen erst bis zur halben Höhe des Rückenmarks auf. Dornfortsätze und Anlagen von interspinalen und transversospinalen Muskeln fehlen noch.

lateralen Bereich der dichten Zonen sind die Rippen (R) entstanden. An diesen setzen die Interkostalmuskeln an (M).

(Abb. 8) beginnt sich auch der Zellverband der Dermatome aufzulösen. Das Anlagematerial der Wirbelsäule hat sich weiter vermehrt und wird im lateralen Bereich von den metameren Nerven und Gefäßen durchzogen. Es bildet eine kontinuierliche, unsegmentierte Einheit ohne Unterteilung durch Intervertebralspalten. Die gleichen Verhältnisse eines unsegmentierten Anlagematerials der Wirbelsäule finden wir auch bei der Maus (Abb. 9) und beim Menschen (Abb. 10). Zwischen Anlagematerial der Wirbelsäule und Myoblasten beobachten wir zuweilen einen feinen Riß im Gewebe (Abb. 8).

Bei einem Hamsterembryo vom Morgen des 11. Embryonaltages (Abb. 11) hat sich das Anlagematerial der Wirbelsäule in dichte und lockere Abschnitte differenziert. Die metameren Gefäße und Nerven liegen im lateralen Bereich der lockeren Zonen. Die dichten Zonen sind etwas schmaler als die lockeren, zeigen gegen lateral einen leicht kaudalwärts abgelenkten Verlauf und dringen in Schnitten auf Chordaniveau zwischen die Myotome ein. Nirgends finden wir Intervertebralspalten. Die Verhältnisse sind im Prinzip die gleichen wie beim Chamäleon (Abb. 5), nur daß die dichten Zonen etwas weniger stark gebogen erscheinen. Entsprechende Stadien finden wir auch beim Menschen (Abb. 12) und bei der Maus.

Bei einem einzelnen menschlichen Embryo von 9 mm, der ein frühes Stadium der Differenzierung in dichte und lockere Zonen zeigt, erscheint im lateralen Bereich der lockeren Zonen das Gewebe etwas verdichtet (Abb. 15). In unseren übrigen Präparaten von menschlichen Embryonen gleichen Entwicklungsalters haben wir aber keine entsprechenden Verdichtungen nachweisen können, ebensowenig bei Chamäleon, Hamster und Maus.

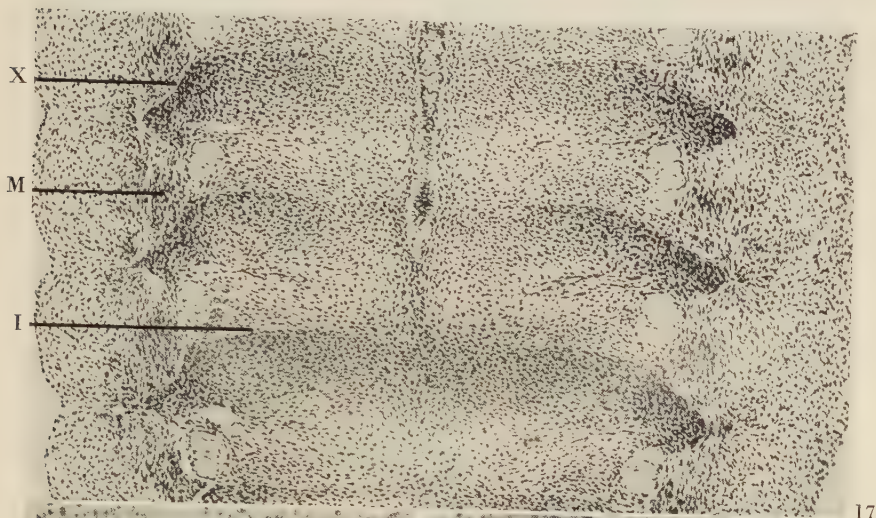
Abb. 17–19. Intervertebralspalten bei Embryonen von Mensch (Abb. 17), Maus (Abb. 18) und Ringelnatter (Abb. 19).

Abb. 17. Embryo Fr.Sp., Mensch, 1943, 7 mm SSL, Thorakalregion frontal, 6 μ , Azan, Schnitt 5/6/1. Im Gegensatz zu den Abb. 5, 11 und 12 sind hier am kranialen Rande der dichten Zonen Intervertebralspalten (I) zu finden. Man beachte aber, daß auch zwischen Myotomen (M) und Anlagematerial der Wirbelsäule entsprechende Spalten (X) zu finden sind.

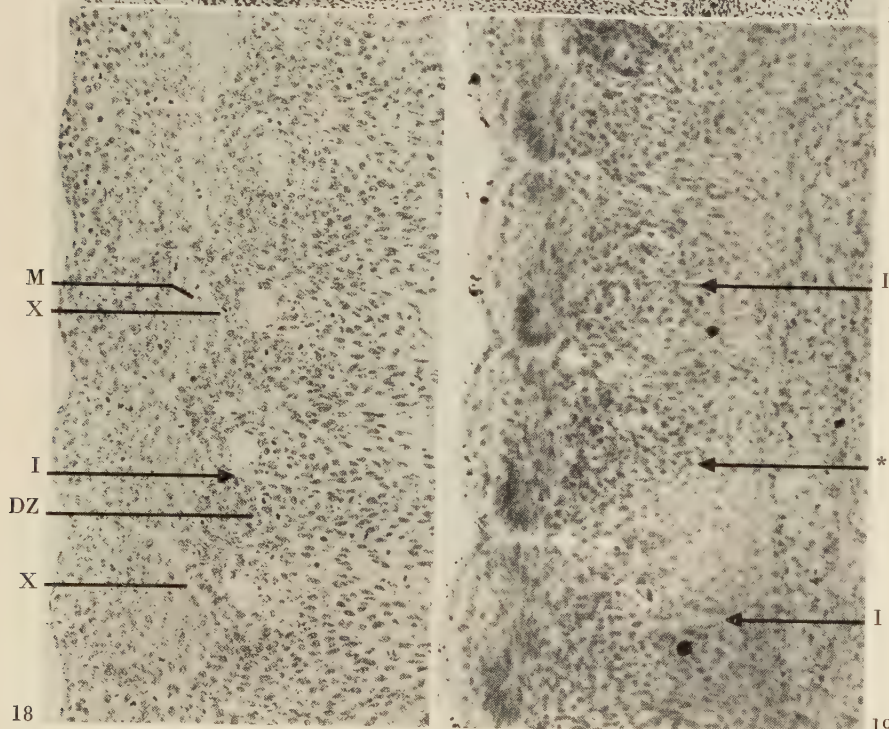
Abb. 18. Mausembryo, 10. Tag abends, Thorakalregion frontal, 6 μ , Alaun-Cochenille, Schnitt 4/1/5. Am kranialen Rande der in Bildung begriffenen dichten Zonen (DZ) sind zuweilen Intervertebralspalten (I) zu finden. Ähnliche Spalten (X) finden sich aber auch zwischen Myotomen (M) und Wirbelsäulenblastem.

Abb. 19. Embryo der Ringelnatter, frontal, Carmin, Schnitt 7/3/2. Das Wirbelsäulenblastem beginnt sich eben in dichte und lockere Zonen zu differenzieren. Die Intervertebralspalten (I) finden sich nicht an allen Stellen, an denen sie erwartet werden müßten (*).

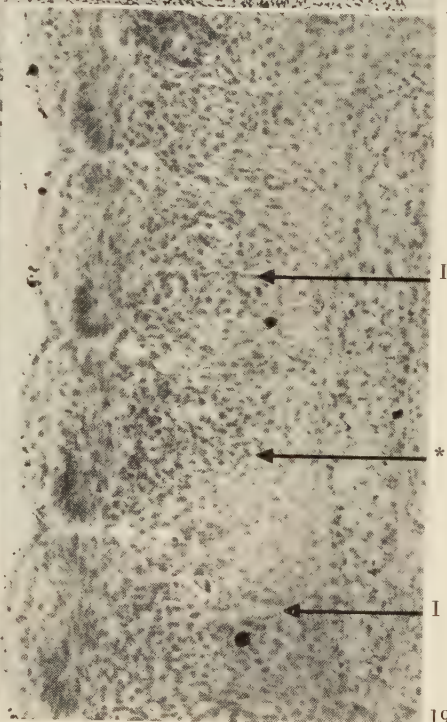
Die erste mit Alcianblau nachweisbare Knorpelsubstanz im Bereich der Wirbelsäule beim Hamster finden wir bei einem Embryo vom Ende des 11. Tages (24 h) und zwar im medialen Bereich der lockeren Zonen gleichmäßig verteilt.



17



18



19

Bei einem Hamsterembryo vom Abend des 12. Embryonaltages ist die Knorpelbildung weiter fortgeschritten (Abb. 14). Auch beim Hamster entstehen die knorpeligen Wirbelkörper nur aus dem medialen Bereich der lockeren Zonen, während der laterale Bereich, in dem die Spinalnerven und Interkostalgefäße verlaufen, knorpelfrei bleibt. Auch der mediale Bereich der dichten Zonen bleibt knorpelfrei und bildet die Anlagen der Zwischenwirbelscheiben. Im lateralen Bereich jedoch differenzieren sich die dichten Zonen in die Anlagen der Rippen und Wirbelbogen und lagern Knorpelsubstanz ein.

Die Trennung in Rippen und Wirbelbogen läßt sich schon kurz vor der Verknorpelung nachweisen, indem die nach ventrolateral ziehenden Rippen mit den Anlagen der Zwischenwirbelscheiben in Verbindung bleiben, während sich die nach dorsal ziehenden Wirbelbogen davon abtrennen und Anschluß an die Anlagen der Wirbelkörper gewinnen. Dadurch kann in Schnitten auf Chordaniveau das Bild von zwei hintereinanderliegenden dichten Zonen entstehen, die durch eine schmale Zone lockeren Gewebes voneinander getrennt sind. Abb. 13 zeigt diese Verhältnisse an einem Embryo der Maus vom 12. Tage. Das Präparat wurde deshalb gewählt, weil sich infolge der etwas schrägen Schnittlage im gleichen Bild zeigen läßt, wie die Wirbelbogen den kaudalen und die Rippen den kranialen Abschnitt der zweigeteilten dichten Zonen bilden. Die entsprechenden Verhältnisse haben wir auch bei Hamsterembryonen gefunden.

Die Wirbelbogen steigen in Stadien der Knorpelbildung in dorso-ventraler Richtung erst bis zur halben Höhe des Rückenmarks auf (Abb. 16). Dornfortsätze und Querfortsätze fehlen noch, auch sind noch keine interspinalen und transversospinalen Muskeln zu sehen.

Man beachte, daß im Gebiet der Rippen und Wirbelbogen der Knorpel in einem dichten Blastem entsteht, wie dies auch für das Extremitätenskelet bekannt ist, daß aber im Gegensatz dazu im Bereich der Wirbelkörper die Knorpelinterzellulärsubstanz in einem lockeren Gewebe eingelagert wird. Die gleichen Verhältnisse wie beim Hamster geschildert finden wir auch bei Maus und Mensch.

Abb. 20. Embryo des Hühnchens 1907, frontal, Carmin, Schnitt 5/3/5. Statt eigentlicher Intervertebralspalten finden wir in diesem Präparat lockere Zellreihen (X) medial von der Mitte der Myotome (M).

Abb. 21. Embryo Eidechse. Thorakalregion sagittal, Carmin, Schnitt 3/5/5. Im Schnitt getroffen sind die Anlagen der Wirbelbogen (B) und die Spinalganglien (S). Am kranialen Rande der Wirbelbogen finden sich Intervertebralspalten (I), ebensolche Spalten sind aber auch am kaudalen Rande der Wirbelbogen zu beobachten (X).

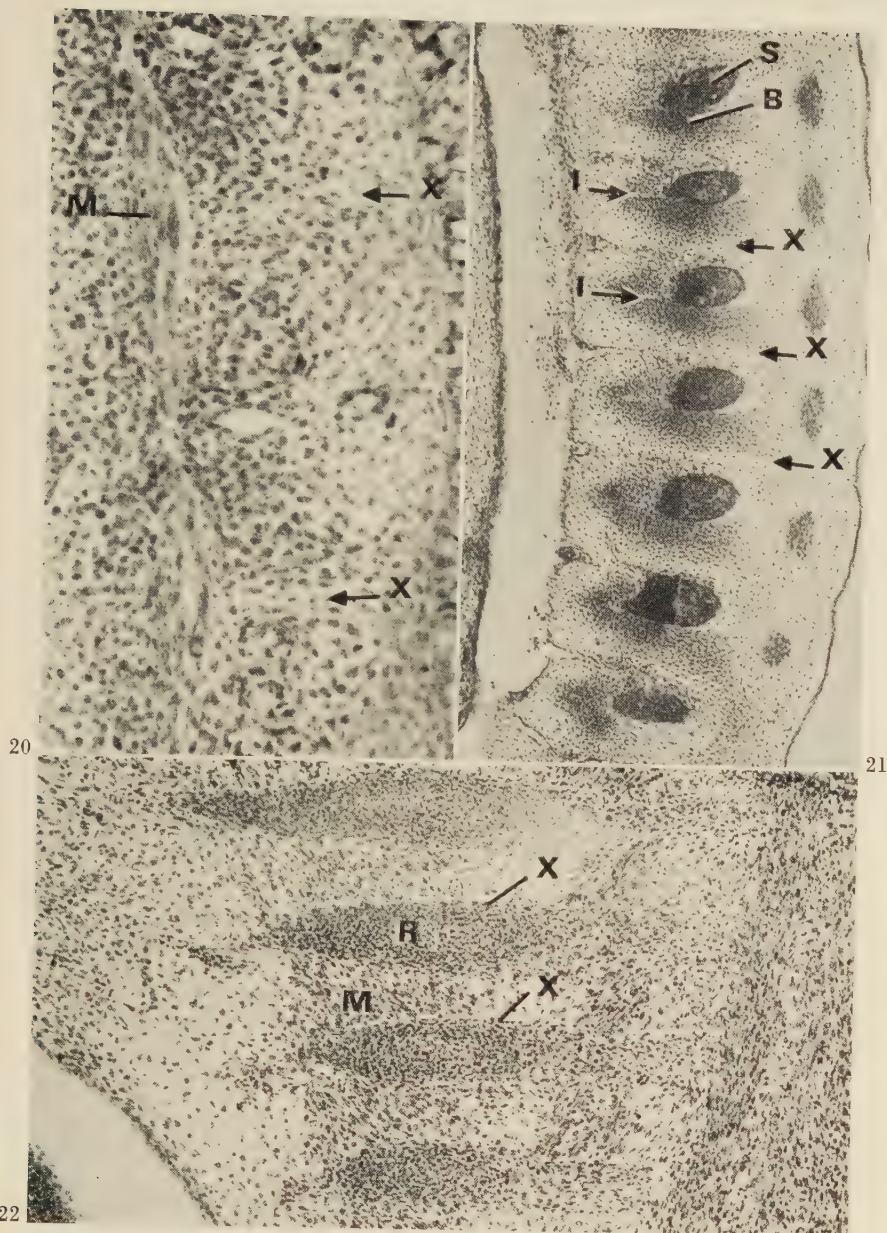


Abb. 22. Hamsterembryo, 12. Tag abends, 10 mm SSL, Thorakalregion sagittal, 7μ , Azan, Schnitt 9/4/2. Das Präparat zeigt einen Flachschnitt durch die Rippen der lateralen Thoraxwandung. Zwischen den Rippen (R) liegen die Anlagen der Musculi intercostales (M). Man beachte die feinen Spalten (X) entlang dem kranialen Rande der Rippenanlagen.

c) Spaltbildungen im Gewebe

Am kranialen Rande der dichten Zonen des Wirbelsäulenblastems finden sich zuweilen feine Spalten im Gewebe, so bei einem menschlichen Embryo von 7 mm SSL (Abb. 17). Diese Spalten werden nach VON EBNER [1889] als «Intervertebralspalten» bezeichnet. Solche Spalten, die von der Mitte der Myotome gegen medial ziehen, finden wir frühestens in Embryonalstadien, in denen sich das Anlagematerial der Wirbelsäule eben in dichte und lockere Abschnitte zu differenzieren beginnt, wie bei einem Embryo der Maus vom Abend des 10. Embryontages (Abb. 18).

Besonders deutlich lassen sich diese Verhältnisse bei unserem Embryo der Ringelnatter nachweisen. In den kranialen Abschnitten des Embryo ist das Gewebe in dichte und lockere Zonen differenziert und zeigt stellenweise Intervertebralspalten. Da die Entwicklung der Wirbelsäule in kranio-kaudaler Richtung fortschreitet, zeigen die kaudal gelegenen Gebiete des gleichen Embryo ein jüngeres Entwicklungsstadium, in dem die Differenzierung in dichte und lockere Zonen noch nicht begonnen hat. Hier lassen sich noch keine Intervertebralspalten nachweisen. Dazwischen finden wir aber eine Übergangszone, in der die Differenzierung eben beginnt, und hier finden wir auch die ersten Intervertebralspalten (Abb. 19).

Die dem kranialen Rande der dichten Zonen entlangziehenden Intervertebralspalten sind aber nicht immer deutlich ausgebildet. Meist handelt es sich lediglich um eine Auflockerung im Gewebe, wie bei dem in Abb. 20 dargestellten Embryo des Hühnchens. Die Spalten zeigen auch nie eine klare Begrenzung. Oft lassen sich überhaupt keine Intervertebralspalten nachweisen, so bei den Embryonen von Chamäleon, Hamster, Maus und Mensch der Abb. 3 bis 12.

Den Intervertebralspalten ähnliche Bildungen können auch am *kaudalen* Rande der dichten Zonen auftreten wie bei dem in Abb. 21 dargestellten Sagittalschnitt eines Embryo der Eidechse. Auch außerhalb der Wirbelsäulenregion können entsprechende Spalten im Gewebe auftreten, vor allem in den Präparaten, die auch Intervertebralspalten aufweisen, so am kranialen Rande der Rippenanlagen (Abb. 22) oder zwischen Myotomen und Anlagematerial der Wirbelsäule (Abb. 8, 17, 18) oder auch zwischen Wirbelsäulenblastem und Neuralrohr (Abb. 7).

d) Zählung der Intervertebralspalten

Alle zur Verfügung stehenden Embryonen geeigneten Alters wurden auf das Vorhandensein von Intervertebralspalten untersucht. Dabei bleiben nach Abzug der Embryonen, bei denen entweder die Somiten noch kompakt sind oder bei denen die Wirbel bereits verknorpeln, Frontal- und Sagittalschnittserien von insgesamt 89 Embryonen, die sich für die Untersuchung der Intervertebralspalten eignen. Sie verteilen sich auf die verschiedenen Tierarten wie folgt: Hamster (23 Embryonen), Mensch (15), Maus (10), Chamäleon (8), Eidechse (7), Meerschweinchen (6), Huhn (6), Maulwurf (4), Schwein (4), Rind (3), Ringelnatter (1), Ente (1), Amsel (1). Um die Embryonen der verschiedenen Tierarten besser vergleichen zu können, haben wir sie nach dem Entwicklungszustand der Wirbelsäulenanlage in zwei Gruppen unterteilt: Embryonen vor und nach Differenzierung des Wirbelsäulenblastems in dichte und lockere Zonen.

Das Ergebnis der Zählung zeigt, daß an unseren Embryonen vor Differenzierung der dichten und lockeren Zonen nur wenige Intervertebralspalten zu finden sind. Nach der Bildung der dichten Zonen können Intervertebralspalten etwa bei der Hälfte der Embryonen nachgewiesen werden, jedoch nur selten an allen Stellen des Wirbelsäulenblastems, an denen sie erwartet werden müßten. Die Intervertebralspalten sind demnach kein konstanter Befund (Tabelle V).

Tabelle V. Zählung über das Auftreten von Intervertebralspalten

Vor Bildung der dichten Zonen (41 Embryonen)	Intervertebralspalten völlig fehlend bei 37 Embryonen
	Intervertebralspalten stellenweise vorhanden bei 4 Embryonen
Nach Bildung der dichten Zonen (48 Embryonen)	Intervertebralspalten völlig fehlend bei 22 Embryonen
	Intervertebralspalten stellenweise vorhanden bei 26 Embryonen

e) Die Wirbelsäulenregion beim Hühnerembryo im Totalpräparat

Entsprechend dem Vorgehen von REMAK [1855] haben wir Totalpräparate von Hühnerembryonen, deren Entwicklungszustand einem Alter vom 5. bis 6. Tage entspricht, in durchfallendem Licht untersucht. Bei solchen Embryonen erscheint die Thorakalregion von la-

teral betrachtet im dorsalen Bereich in hintereinanderliegende Abschnitte unterteilt, die durch Lücken voneinander getrennt werden (Abb. 23). Beim Betätigen der Mikrometerschraube läßt sich aber am Originalpräparat zeigen, daß die Lücken gegen ventral trichterförmig in die Aorta münden. Es handelt sich dabei also um die metameren Gefäße. Wenn wir Hühnerembryonen vom 5. bis 6. Tage, die vor der Paraffineinbettung bei durchfallendem Licht betrachtet den gleichen Aspekt zeigen, nach dem Einbetten und Schneiden histologisch untersuchen, läßt sich keine Unterteilung des Anlagematerials der Wirbelsäule in metamere Abschnitte nachweisen.

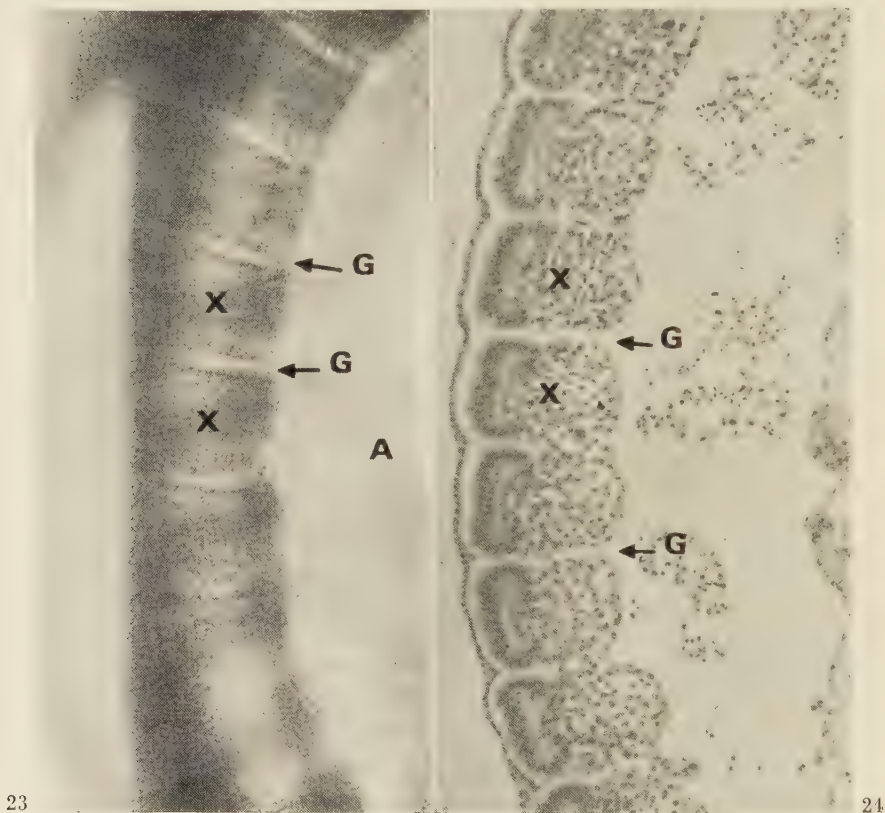


Abb. 23. Embryo des Hühnchens vom 5. bis 6. Tage, Totalpräparat, Boraxcarmin, Thorakalregion bei durchfallendem Licht von lateral gesehen. Durch die von der Aorta (A) abgehenden metameren Gefäße (G) erscheint das Anlagematerial in Segmente unterteilt (X).

Abb. 24. Embryo Eidechse XX, Carmin, Schnitt 5/3/4. Sagittal. Infolge der Längsschnitte durch die metameren Gefäße (G) erscheint das Anlagematerial der Wirbelsäule in Segmente (X) unterteilt.

Wie die Abb. 24 an einem Embryo der Eidechse zeigt, können aber einzelne Sagittalschnitte den Eindruck erwecken, als sei das Anlagematerial der Wirbelsäule in hintereinanderliegende Abschnitte unterteilt. Bei genauer Betrachtung wird aber klar, daß diese Unterteilung durch die im Längsschnitt getroffenen metameren Gefäße zustande kommt, die von der Aorta nach dorsal abgehen. In den weiter medial oder lateral liegenden Schnitten des gleichen Embryo bildet das Anlagematerial der Wirbelsäule eine kontinuierliche Einheit.

Diskussion

a) REMAKS «primitive Wirbelkörper»

Die Vorstellung, daß sich bei der Wirbelsäulenentwicklung eine Neugliederung abspielt, ist durch Beobachtungen REMAKS [1855] an Hühnerembryonen entstanden. REMAK beobachtete bei der Wirbelsäule im Laufe der Embryonalentwicklung zwei verschiedene Gliederungen: Eine erste, die wieder verschwindet, und eine zweite, der ersten gegenüber verschobene neue Gliederung. Also erfährt die Wirbelsäule beim Übergang von der ersten zur zweiten Gliederungsart eine «Umgliederung» oder «Neugliederung». Die erste, vorübergehende Gliederung beschreibt REMAK als eine Unterteilung der Wirbelsäulenanlage in «primitive Wirbelkörper», die durch Lücken voneinander getrennt sind und die gleiche Metamerie wie die Somiten besitzen. Wir müssen aber festhalten, daß diese Beobachtung hauptsächlich durch Untersuchung von durchsichtigen Totalpräparaten bei Lupenvergrößerung zustandekam, und daß ihr keine histologischen Präparate zugrunde liegen. Dies ist verständlich, da zur Zeit von REMAKS Untersuchungen [1855] die histologische Technik erst in ihren Anfängen stand.

Nach unseren Befunden entstehen die Wirbel bei sämtlichen untersuchten Wirbeltierarten, so auch beim Hühnchen, aus einem unsegmentierten, kontinuierlich zusammenhängenden Blastem. Wir finden keine primitiven Wirbelkörper im Sinne REMAKS und damit auch keine vorübergehende primäre Gliederung, die nachträglich durch eine zweite Gliederung abgelöst würde. Wir haben daher keine Ursache, eine Neugliederung im Sinne von REMAK [1855] anzunehmen.

Totalpräparate von Hühnerembryonen des von REMAK [1855] untersuchten Alters können zwar den Anschein erwecken, das Gewebe sei entsprechend den Angaben REMAKS in Abschnitte unterteilt. Bei der histologischen Untersuchung der gleichen Embryonen

läßt sich dieser Befund jedoch nicht bestätigen. Wir kommen daher zum Schluß, daß REMAK [1855] auf Grund seiner unzulänglichen Untersuchungstechnik zu der Vorstellung einer Neugliederung geführt wurde.

In Übereinstimmung mit unseren Befunden hat sich schon HERTWIG [1886] bei der Beschreibung der Wirbelsäulenentwicklung des Menschen und der Säugetiere gegen die Formulierung REMAKS gewendet: «Eine primäre Gliederung der Wirbelsäule im Sinne von Remak und seinen Nachfolgern hat überhaupt niemals bestanden; denn die knorpeligen Wirbel bilden sich aus einer *unsegmentierten*², die Chorda einhüllenden Gewebsmasse» (HERTWIG [1886], p.443). Die gleiche Auffassung vertritt auch WILLIAMS [1908].

b) VON EBNERS *Intervertebralspalte und ihre Deutung*

Für VON EBNER [1889] bedeutete das Vorkommen von Intervertebralspalten ein Argument zur Stützung der Neugliederungstheorie nach REMAK [1855], denn durch diese Spalten soll nach der Auffassung VON EBNERS die Abgliederung der bleibenden Wirbel aus der vorübergehenden Gliederung eingeleitet werden. Dabei wird vorausgesetzt, daß die Intervertebralspalten regelmäßig auftreten. Nach unseren Beobachtungen aber fehlen sie oft völlig, wie bei unseren Präparaten des Chamäleons, oder sie sind nicht an allen Stellen im Anlagematerial der Wirbelsäule zu finden, an denen sie erwartet werden müßten. Selbst VON EBNER, der Entdecker der Intervertebralspalten, schreibt, sie seien «allerdings sehr zart und häufig schwer wahrnehmbar». Auch andere Autoren, welche die Intervertebralspalten gesucht haben, müssen gestehen, daß sie die Spalten nicht immer haben finden können, messen dieser Beobachtung aber keine weitere Bedeutung zu (CORNING [1891], WILLIAMS [1908], PRADER [1947]). Auch in den Untersuchungen über die Embryonalentwicklung der Wirbelsäule, die vor der Publikation VON EBNERS [1889] erschienen sind, werden keine Intervertebralspalten erwähnt (REMAK [1855], KÖLLIKER [1861], FRORIEP [1886]). Diese Tatsache findet DAWES [1930] beinahe unerklärlich. Wenn FRORIEP [1886] beim Rind keine Intervertebralspalte beschreibt, meint DAWES [1930] dazu (p.147): «the failure of this competent and careful observer to identify the intrasclerotomic fissure is almost inexplicable.»

VON EBNER [1889] sucht die Erklärung für das teilweise Fehlen

² Im Originaltext gesperrt.

der Intervertebralspalten in mangelhafter Fixierung der Präparate. Er schreibt: «Am besten war die Spalte sichtbar an Präparaten, die mit Flemmings Gemisch behandelt waren; schlecht oder gar nicht sichtbar war sie an Präparaten aus Müllerscher Flüssigkeit» (VON EBNER [1889], p. 203). CORNING ([1891], p. 621) schreibt, daß er beim Kaninchen die Intervertebralspalten nicht habe finden können, vielleicht infolge der «nicht tadellosen Konservierung». SENSENIG [1949] gibt an, daß die Weite der Intervertebralspalte vom Ausmaß der Schrumpfung des umgebenden Gewebes bei der Fixation abhängt.

Wie unsere Beobachtungen gezeigt haben, liegen die Intervertebralspalten, wenn sie überhaupt auftreten, am kranialen Rande der dichten Zonen. Bei den in Tabelle V erwähnten vier Embryonen, bei denen Intervertebralspalten sichtbar sind, ohne daß eine deutliche Differenzierung des Zellmaterials in dichte und lockere Zonen nachweisbar wäre, handelt es sich wahrscheinlich um das Anfangsstadium der Bildung dieser Zonen. Wenn Intervertebralspalten auftreten, handelt es sich aber nur selten um wirkliche Spalten mit einem Lumen. Meistens wird der Eindruck einer Spalte lediglich durch einige lockere Zellreihen am kranialen Rande der dichten Zonen hervorgerufen.

In einigen Präparaten finden wir aber statt einer bloßen Auflockerung des Gewebes tatsächlich eine Spalte. Sie ist aber stets unregelmäßig begrenzt und zeigt auch bei der Ringelnatter nie eine epitheliale Auskleidung oder eine Begrenzung durch eine Membran, im Gegensatz zu den Abbildungen VON EBNERS [1889], der bei einem Embryo der Ringelnatter eine Umrandungslinie einzeichnet (vgl. Abb. 1). Entgegen den Angaben VON EBNERS [1889] finden wir oft Zellen im Inneren der Spalte. Im weiteren haben unsere Befunde gezeigt, daß gleichartige Spalten auch an anderen Stellen im Präparat auftreten können, so am kaudalen Rande der dichten Zonen oder zwischen Myotom und Wirbelsäulenmaterial oder am kranialen Rande der Rippen.

Wenn wir diese Befunde berücksichtigen, so kommen wir zum Schluß, daß die Intervertebralspalten, wie auch die gleichartigen Spalten an anderen Stellen im Präparat, als Artefakte zu deuten sind. Wie schon die Angaben von CORNING [1891], SENSENIG [1949] und VON EBNER [1889] über Abhängigkeit der Spalten von der Fixierung nahelegen, deuten wir sie als Risse, die durch das Schrumpfen des Gewebes bei der histologischen Verarbeitung entstehen können. Nach den Angaben von BURCK [1966] bilden sich solche Risse meist

an der Grenze von zwei Geweben verschiedener Dichte, im Falle der Intervertebralspalten also zwischen lockeren und dichten Zonen des Wirbelsäulenblastems. Daß sie sich meist am kranialen Rande der dichten Zonen finden, weit seltener am kaudalen, liegt daran, daß der kaudale Rand der dichten Zonen meist fließend in die angrenzende lockere Zone übergeht. Wenn auch der kraniale Rand der dichten Zonen ganz allmählich in die lockere Zone übergeht, wie bei unseren Chamäleonembryonen, fehlt die Intervertebralspalte völlig.

Der Auffassung, daß die Intervertebralspalten Schrumpfungsrisse am kranialen Rande der dichten Zonen sind, könnte man entgegenhalten, daß einige Autoren innerhalb der dichten Zonen liegende Intervertebralspalten beschreiben (VON BOCHMANN [1937], SENSENIG [1943], PEACOCK [1951]). Im Gegensatz zu ihren Beschreibungen zeigen aber ihre Abbildungen, daß auch in ihren Präparaten die Intervertebralspalten am kranialen Rande der dichten Zonen liegen. Der Eindruck, die Spalte liege im Inneren der dichten Zone, kommt in ihren Präparaten lediglich durch eine unspezifische Gewebsverdichtung im lateralen Bereich der lockeren Zonen zustande, wie wir sie auch bei einem einzelnen menschlichen Embryo gefunden haben.

Die Deutung der Intervertebralspalten als Artefakte steht im Widerspruch zu den Angaben VON EBNERS [1889], nach denen die Intervertebralspalten bei Reptilien Ausstülpungen der Somitenhöhlen sind. Bei dem einen von uns untersuchten Reptil, dem Chamäleon, finden wir aber überhaupt keine Intervertebralspalten. Bei den Embryonen der Ringelnatter finden wir sie erst in Regionen, in denen sich zwischen Dermatome und Anlagematerial der Wirbelsäule bereits Myoblasten eingeschoben haben. Ein Zusammenhang der Intervertebralspalten mit den Somitenhöhlen ist daher in diesen Präparaten ausgeschlossen. Außerdem scheint es uns fraglich, ob die Lücke, die wir zuweilen in frühen Embryonalstadien zwischen der Basalmembran von Dermatomen und dem Anlagematerial der Wirbelsäule beobachten, wirklich als Somitenhöhle bezeichnet werden darf. Wir deuten sie als Artefakt, das entstanden ist, indem sich durch Schrumpfung des Gewebes die Zellen des Wirbelsäulenmaterials von der Basalmembran eines Dermatoms abgelöst haben. Darauf weist auch die Tatsache hin, daß nach unseren Befunden die «Somitenhöhlen» (wie die Intervertebralspalten) nie eine scharfe Begrenzung zeigen, im Gegensatz zu den Abbildungen VON EBNERS [1889], in denen eine Grenzlinie eingezeichnet ist. Nach unseren Befunden lassen sich die Intervertebralspalten weder bei Reptilien noch

bei den andern untersuchten Wirbeltierarten als Ausstülpungen der Somitenhöhlen deuten.

Da die Intervertebralspalten nach unseren Befunden Artefakte darstellen, können sie nicht als Beweis für eine Neugliederung angeführt werden. Nach der Auffassung von EBNER ([1889], p. 198) wäre ihre Lage der Beweis, «daß an einem solchen Präparate bereits die Neugliederung der Wirbelsäule im Sinne Remak's zu bemerken ist». Wir müssen aber darauf hinweisen, daß die Intervertebralspalten in unseren Präparaten, übereinstimmend mit den Befunden von PRADER [1947] stets nur im lateralen Bereich des Wirbelsäulenblastems zu finden sind, während medial, in der Umgebung der Chorda, der Zusammenhang des Gewebes nie unterbrochen wird. Da aber im lateralen Bereich jeweils Rippen und Wirbelbogen entstehen, während die Anlagen der Wirbelkörper auf den medialen Bereich beschränkt bleiben, könnte die Unterbrechung des Gewebes durch die Intervertebralspalten höchstens eine Neugliederung der Rippen und Wirbelbogen, nicht aber der Wirbelkörper, einleiten. Dies würde sogar der Darstellung REMAKS [1855] widersprechen, nach welcher die Wirbelbogen ihren definitiven Ansatz an den Wirbelkörpern gerade deshalb erreichen, weil sie die Neugliederung der Wirbelkörper nicht mitmachen.

c) Sklerotome und Segmentierung des Wirbelsäulenblastems

Wie REMAK [1855] ist auch VON EBNER [1889, 1892] der Auffassung, das Blastem der Wirbelsäule bestehe aus hintereinanderliegenden metameren Abschnitten mit gleicher Metamerie wie die Somiten. VON EBNER [1892] nennt diese Abschnitte «Sklerotome». Obwohl VON EBNER ([1889], p. 197) selber beschreibt, wie «über und unter den Blutgefäßen und zwischen denselben die Zellen kontinuierlich zusammenhängen», betrachtet er das Blastem als segmentiert. In einer Abbildung zeigt er in der einen Körperhälfte ein kontinuierlich zusammenhängendes Blastem, das von den metameren Gefäßen durchzogen wird. In der schematischen Darstellung der andern Körperseite zeichnet er jedoch anstelle der Gefäße breite Lücken, die von lateral nach medial ziehen und das Anlagematerial der Wirbelsäule in metamere Abschnitte zerlegen (vgl. Abb. 1).

In einer Arbeit von TÖNDURY [1958] finden wir die Photographie eines Sagittalschnittes durch einen menschlichen Embryo, auf der eine Unterteilung des Wirbelsäulenblastems in metamere Sklerotome zu sehen ist. Unsere eigenen Befunde an Sagittalschnitten durch

einen Embryo der Eidechse haben auf einzelnen Schnitten der Serie das entsprechende Bild ergeben. Es läßt sich aber bei unserem Präparat nachweisen, daß der Aspekt eines unterteilten Blastems lediglich durch Längsschnitte der metameren Gefäße bedingt wird.

Seit REMAK [1855] und VON EBNER [1889] sind die meisten Autoren der Ansicht, das Anlagematerial der Wirbelsäule sei segmentiert, es gebe also «niemals ein Stadium eines ungegliederten Wirbelblastems» (KOLLMANN [1891], p.48, vgl. auch PRADER [1947] und STARCK [1965]). Die Verbreitung dieser Annahme beruht im wesentlichen darauf, daß nach dem Vorgehen VON EBNERS [1892], die zwischen zwei metameren Gefäßen liegenden Bereiche des Wirbelsäulenblastems allgemein als «Sklerotom» bezeichnet werden. Damit wird die Metamerie der Gefäße auf das Wirbelsäulenblastem übertragen und diesem eine – in Wirklichkeit nicht vorhandene – primäre Gliederung zugeschrieben.

Da diese primäre Gliederung nicht mit der Metamerie der definitiven Wirbel übereinstimmt, müßte man eine Neugliederung annehmen, um die definitive Lage der Wirbel zu erklären. Unsere Befunde haben aber gezeigt, daß eine solche primäre Gliederung nicht besteht. Deshalb haben wir in unserer Beschreibung den Begriff «Sklerotom» nicht verwendet. Nach unseren Beobachtungen entwickeln sich die Wirbel bei allen von uns untersuchten Wirbeltierarten aus einem unsegmentierten Blastem von Anfang an in ihrer definitiven Lage. Damit ist auch die Annahme einer Neugliederung unnötig (vgl. Abb.25 B). Aus dem gleichen Grunde erübrigt sich eine Diskussion über die in der Literaturübersicht erwähnte Frage, in welchem Verhältnis Wirbelkörper, Wirbelbogen, Zwischenwirbelscheiben und Rippen aus benachbarten Sklerotomen zusammengesetzt seien.

d) Zur alternierenden Metamerie von Myotomen und Wirbelkörpern

Als Entgegnung auf die Arbeiten von CORNING [1891] und KOLLMANN [1891], in denen das Vorkommen einer Neugliederung in Frage gestellt wird, führt VON EBNER [1892] ein funktionelles Argument für die Neugliederung an. Nach seiner Darstellung ist eine Neugliederung unbedingt nötig, weil dadurch die Wirbelkörper in alternierende Stellung zu den Muskelsegmenten gelangen und erst so von den Muskeln gegeneinander bewegt werden können (vgl. Abb.25 A).

Im Gegensatz zu der Darstellung VON EBNERS setzen aber nach unseren Befunden an den Wirbelkörpern selbst keine metameren

Muskeln an. Die direkt aus den metameren Anlagen entstehenden Muskeln gewinnen nicht Anschluß an die Wirbelkörper, sondern an die Rippen (vgl. Abb. 25 B). Als Muskeln, die benachbarte Wirbel miteinander verbinden, kämen höchstens die transversospinalen und interspinalen Muskeln in Frage. Diese sind aber nach unseren Beobachtungen bei Embryonalstadien, in denen angeblich die Neugliederung ablaufen soll, noch nicht zu finden. Da sie also erst nach der Bildung der definitiven Wirbel auftreten, ist ihre Lage zu den Wirbeln nicht von einer Neugliederung abhängig.

Wir kommen also zum Schluß, daß der Gedanke einer funktionellen Notwendigkeit der Neugliederung, so überzeugend er auf den ersten Blick auch erscheint, auf falschen Voraussetzungen beruht.

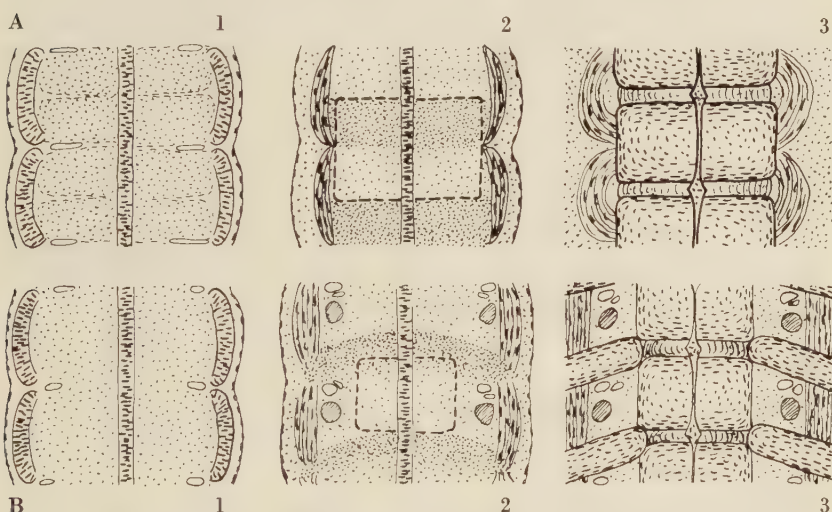


Abb. 25. Vergleich der Frühentwicklung der Wirbelsäule nach dem Prinzip der Neugliederung (A) und nach unseren Befunden (B). – A. Nach dem Prinzip der Neugliederung besteht das Anlagematerial der Wirbelsäule aus metameren Teilen, den Sklerotomen, die durch Intervertebralspalten jeweils in Halbsklerotome unterteilt werden (1). In den kaudalen Halbsklerotomen verdichtet sich das Gewebe. Die definitiven Wirbel entstehen durch Verschmelzen je einer kaudalen Sklerotomhälfte mit der kranialen Hälfte des folgenden Sklerotoms (2). Dabei gilt die ganze Breite der Sklerotome als Anlagematerial der Wirbel. Dadurch gelangen die metameren Muskeln in Kontakt mit den Wirbelkörpern und verbinden je zwei benachbarte Wirbel (3). – B. Nach unseren Befunden bildet das Anlagematerial der Wirbelsäule eine zusammenhängende, unsegmentierte Einheit (1), die sich im Laufe der Entwicklung in dichte und lockere Zonen differenziert, ohne Anzeichen einer Neugliederung zu zeigen (2). Die dichten Zonen stellen das Anlagematerial der Rippen und Zwischenwirbelscheiben dar. Die Wirbelkörper entstehen im medialen Bereich der lockeren Zonen (3). Die metameren Muskeln setzen daher nicht direkt an den Wirbelkörpern an.

e) PRADERS Verschiebungstheorie

Der bisherige Gedankengang hat gezeigt, daß die Argumente, die zur Auffassung der Neugliederung der Wirbelsäule geführt haben, sich durch unsere Befunde nicht bestätigen lassen. Auch PRADER [1947] äußert Bedenken gegenüber den üblichen Darstellungen der Neugliederung und entwickelt eine eigene Auffassung.

Bei Sagittalschnitten eines menschlichen Embryo von 5 mm SSL findet PRADER [1947] dichtes Gewebe nur kaudal der Intervertebralspalte. Bei Sagittalschnitten eines etwas älteren Embryo von 6 mm SSL beschreibt er im lateralen Bereich des Wirbelsäulenblastems auch kranial der Intervertebralspalte liegendes dichtes Gewebe. Aus diesem Befund schließt er, daß eine kranialwärts gerichtete Verschiebung der Gewebisdichte stattgefunden habe, und daß durch diesen Vorgang die Wirbel ihre definitive, den Sklerotomen gegenüber alternierende Lage erreichen.

Eine Überprüfung unserer Sagittalschnitte von Embryonen des Menschen und anderer Wirbeltiere zeigt, daß PRADERS Befund einer kranial der Intervertebralspalte gelegenen dichten Zone durch die Differenzierung des lateralen Teils der dichten Zonen in Wirbelbogen und Rippenanlage zustandekommt. Übereinstimmend mit unseren Beobachtungen beschreibt er diesen Befund nur für den lateralen Teil des Wirbelsäulenblastems. Auf schematischen Frontalschnitten, die er aus den Sagittalschnitten rekonstruiert (vgl. Abb. 2), zeichnet er aber die kranial der Intervertebralspalte liegenden dichten Zonen auch medial, d.h. im Bereich der Wirbelkörper, durchgehend, da sonst für diesen Bereich die Neugliederung in Frage gestellt wäre.

Unsere Beobachtungen haben an keinem der von uns untersuchten Embryonen eine Neugliederung im Sinne PRADERS [1947] durch Verschiebung der Gewebisdichte nachweisen lassen. Außerdem zeigt eine Prüfung der Darstellung PRADERS, daß er wie die anderen Autoren eine Neugliederung nur deshalb für nötig hält, weil er eine primäre Gliederung des Wirbelsäulenblastems in Sklerotome annimmt, die dann nachträglich umgebaut werden müssen.

f) Zur Anwendung der GADOWSchen Nomenklatur

Einige Autoren verwenden die von GADOW [1895 a, 1895 b, 1933] geschaffene Nomenklatur mit den Begriffen Basidorsale, Interdorsale usw. für ihre Beschreibung des Wirbelsäulenblastems. So gelangen PIPER [1928] bei Vögeln und DAWES [1930] bei Säugern zur Vor-

stellung, die Wirbel seien mosaikartig aus Teilstücken zusammengesetzt. Bei den von uns untersuchten Vögeln und Säugern entstehen die Wirbel jedoch als einheitliche Gebilde. So bilden zum Beispiel die Anlagen von Rippen, Wirbelbogen und Zwischenwirbelscheiben eine untrennbare Einheit und lassen sich in Stadien vor der Verknorpelung nicht als Teilstücke erkennen. Die Anwendung der Gadowschen Nomenklatur für die frühe Embryonalentwicklung der Wirbelsäule erscheint uns daher bei den von uns untersuchten Embryonen nicht angebracht.

Zusammenfassung

(vgl. Abb. 25)

1. In der vorliegenden Arbeit wurde die Frühentwicklung der Wirbelsäule bei Chamäleon, Goldhamster, Maus, Mensch und einigen anderen Wirbeltieren untersucht.

2. Das aus den Somiten hervorgehende Anlagematerial der Wirbelsäule verschmilzt bei allen untersuchten Arten zu einem einheitlichen Blastem, welches keine Trennung in metamere Sklerotome erkennen läßt.

3. Die Wirbel entstehen aus diesem unsegmentierten Anlagematerial von Anfang an in ihrer definitiven Lage.

4. Unsere Beobachtungen haben bei keinem der untersuchten Embryonen Anhaltspunkte für eine Neugliederung gegeben.

5. Die Befunde REMAKS [1855] an Totalpräparaten von Hühnerembryonen, die zur Annahme einer Neugliederung der Wirbelsäule geführt haben, lassen sich bei histologischer Nachuntersuchung nicht bestätigen.

6. Die durch VON EBNER [1889] als Beweis für eine Neugliederung angeführten «Intervertebralspalten» erweisen sich nach unseren Befunden als Artefakte. Es handelt sich um Risse, die durch die histologische Verarbeitung entlang der Grenzlinien von Geweben unterschiedlicher Dichte entstehen können.

7. Das Argument VON EBNERS [1892], daß die Neugliederung notwendig sei, damit die Muskelsegmente ihren richtigen Ansatz an den Wirbelkörpern erreichen, beruht nach unseren Befunden auf falschen Voraussetzungen.

8. Auch die Vorstellung PRADERS [1947], daß die Neugliederung durch eine Verschiebung der Gewebsdichte zustandekomme, läßt sich durch unsere Befunde nicht bestätigen.

Summary

1. The early development of the vertebral column was studied in chameleons, golden hamsters, mice, humans and various other vertebrates.

2. The anlage material arising from the somites fuses in all the species examined into a homogeneous blastema in which no division into sclerotomes is discernible.

3. The vertebrae develop from this unsegmented anlage material and take up their definitive position right at the outset.

4. In none of the species examined did our observations reveal any evidence of rearrangement.

5. REMAK's [1885] findings on total preparations of chicken embryos, which gave rise to the hypothesis of rearrangement of the vertebral column, cannot be confirmed histologically.

6. The "intervertebral fissures" presented by VON EBNER [1889] as evidence of rearrangement were revealed in our investigations as artefacts, and are, in fact, tears along the joins of the different layers of tissue, for which histological processing can be responsible.

7. VON EBNER's argument [1892] that rearrangement is imperative if the muscle segments are to be properly attached to the vertebrae, is based, according to our observations, on false premises.

8. PRADER's [1947] theory that rearrangement was effected by a shifting of the zones of density within the tissue is likewise not confirmed by our findings.

Résumé

1. Cette étude présente les résultats de recherches portant sur le développement précoce de la colonne vertébrale chez le Chaméléon, le Hamster doré, la Souris, l'Homme et d'autres Mammifères.

2. Le matériel de l'ébauche de la colonne, issu des somites, fusionne chez toutes les espèces étudiées pour former un blastème unique, au niveau duquel aucune division en sclérotomes métamériques n'est reconnaissable.

3. Les vertèbres se développent aux dépens de ce matériel non-segmenté, elles se trouvent dès le début en une position définitive.

4. Les observations faites au cours de ces recherches n'ont montré chez aucun embryon un remaniement aboutissant à une disposition nouvelle.

5. Les observations que REMAK [1855] fit sur des préparations totales d'embryons de poulets et qui l'amènèrent à postuler une disposition nouvelle au cours du développement de la colonne vertébrale, ne peuvent pas être confirmées par l'étude histologique.

6. Les «fentes intervertébrales», décrites par VON EBNER [1889], qui furent invoquées par lui comme argument en faveur d'un remaniement, représentent selon les observations rapportées ici des artifices de préparation. Il s'agit de ruptures qui peuvent se produire par suite de la technique histologique le long des limites séparant des tissus de densité différente.

7. L'argument avancé par VON EBNER [1892], selon lequel un remaniement serait nécessaire pour que les segments musculaires atteignent leurs insertions exactes aux vertèbres, repose selon les observations rapportées ici sur une erreur d'interprétation.

8. L'opinion de PRADER [1947], admettant que le remaniement relèverait d'un déplacement de la densité tissulaire, ne se laisse pas soutenir en se basant sur les observations rapportées.

Literatur

- BARDEEN, C. R.: The development of the thoracic vertebrae in man. *Amer. J. Anat.* 4: 163-174 (1905).
- BLECHSCHMIDT, E.: Die Entwicklungsbewegungen der Somiten und ihre Bedeutung für die Gliederung der Wirbelsäule. *Z. Anat. Entw. Gesch.* 120: 150-172 (1957).
- BOCHMANN, G. v.: Die Entwicklung der Säugetierwirbel der hinteren Körperregionen. *Morph. Jb.* 79: 1-53 (1937).

- BURCK, H.-CH.: Histologische Technik (Thieme, Stuttgart 1966).
- CORNING, H. K.: Über die sogenannte Neugliederung der Wirbelsäule und über das Schicksal der Urwirbelhöhle bei Reptilien. *Morph. Jb.* 17: 611–622 (1891).
- CORNING, H. K.: Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen (Bergmann, München 1925).
- DAWES, B.: The development of the vertebral column in mammals, as illustrated by its development in *Mus musculus*. *Philos.Trans. B* 218: 115–170 (1930).
- EBNER, V. v.: Urwirbel und Neugliederung der Wirbelsäule. *Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien III/97*: 194–206 (1889).
- EBNER, V. von: Über die Beziehungen der Wirbel zu den Urwirbeln. *Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien III/101*: 235–260 (1892).
- FRORIEP, A.: Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. II. Beobachtungen an Säugethierembryonen. *Arch. Anat. Physiol., anat. Abt.*, pp. 69–150 (1886).
- GADOW, H. and ABBOTT, E. C.: On the evolution of the vertebral column of fishes. *Philos.Trans. B* 186: 163–221 (1895 a).
- GADOW, H.: The evolution of the vertebral column of *Amphibia* and *Amniota*. *Philos.Trans. B* 187: 1–57 (1895 b).
- GADOW, H.: The evolution of the vertebral column (Gaskell and Green, Cambridge 1933).
- GROSSER, O. und ORTMANN, R.: Grundriß der Entwicklungsgeschichte des Menschen, 6. Aufl. (Springer, Berlin/Heidelberg/New York 1966).
- HERLANT, M. et PASTEELS, J. J.: Etude comparée du développement de l'hypophyse chez deux Lacertiliens africains. *Arch. Biol.* 66: 167–193 (1955).
- HERTWIG, O.: Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere, 1. Aufl. (Fischer, Jena 1886).
- JOLLIE, M.: Chordate morphology (Reinhold, New York 1962).
- KISZELY, G. und POSALAKY, Z.: Mikrotechnische und histochemische Untersuchungsmethoden (Akademiai Kiado, Budapest 1964).
- KÖLLIKER, A.: Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere, 1. Aufl. (Engelmann, Leipzig 1861).
- KOLLMANN, J.: Die Rumpsegmente menschlicher Embryonen von 13–35 Urwirbeln. *Arch. Anat. Physiol., anat. Abt.*, pp. 39–88 (1891).
- LILLIE, F. R. and HAMILTON, H.: Development of the chick, 3rd ed. (Holt, New York 1952).
- LUDWIG, K. S.: Die Frühentwicklung des Atlas und der Occipitalwirbel beim Menschen. *Acta anat.* 30: 444–461 (1957).
- MINOT, C. S.: Human embryology (Wood, New York 1892).
- MOOKERDJEE, H. K.: On the development of the vertebral column of *Urodela*. *Philos. Trans. B* 218: 415–446 (1930).
- PATTEN, B. M.: Human embryology, 2nd ed. (Blakiston, New York/Toronto 1953).
- PEACOCK, A.: Observations on the prenatal development of the intervertebral disc in man. *Amer. J. Anat.* 85: 260–274 (1951).
- PIPER, J.: On the evolution of the vertebral column in birds, illustrated by its development in *Larus* and *Struthio*. *Philos.Trans. B* 216: 285–351 (1928).
- PRADER, A.: Die frühembryonale Entwicklung der menschlichen Zwischenwirbelscheibe. *Acta anat.* 3: 68–83 (1947).

- REITER, A.: Die Frühentwicklung der menschlichen Wirbelsäule 1. Mitt. Die Frühentwicklung der Brustwirbelsäule. *Z. Anat. EntwGesch.* 112: 185–220 (1943).
- REMAK, R.: Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere (Reimer, Berlin 1855).
- ROMANOFF, A.: The avian embryo (Macmillan, New York 1960).
- ROMER, A. S.: The vertebrate body, 3rd ed. (Saunders, Philadelphia/London 1962).
- RUGH, R.: Vertebrate embryology (Harcourt, Brace and World, New York/Burlington 1964).
- SENSENG, E. C.: The origin of the vertebral column in the deer-mouse *Peromyscus maniculatus rufinus*. *Anat. Rec.* 86: 123–141 (1943).
- SENSENG, E. C.: The early development of the human vertebral column. *Contrib. Embryol. Carneg. Inst. Publ. No. 583* 33: 21–41 (1949).
- SCHULTZE, O.: Über embryonale und bleibende Segmentierung. *Anat. Anz., Erg. H.* 12: 87–93 (1896).
- STARK, D.: Embryologie. Ein Lehrbuch auf allgemein biologischer Grundlage, 2. Aufl. (Thieme, Stuttgart 1965).
- TÖNDURY, G.: Entwicklungsgeschichte und Fehlbildungen der Wirbelsäule (Hippokrates, Stuttgart 1958).
- WEISS, A.: Die Entwicklung der Wirbelsäule der weißen Ratte, besonders der vordersten Halswirbel. *Z. wiss. Zool.* 69: 492–532 (1901).
- WILLIAMS, L. W.: The later development of the notochord in mammals. *Amer. J. Anat.* 8: 251–284 (1908).
- WITSCHI, E.: Development of vertebrates (Saunders, Philadelphia/London 1956).
- WYBURN, G. M.: Observations on the development of the human vertebral column. *J. Anat., Lond.* 78: 94–102 (1944).

Eingegangen 26. Februar 1968

Adresse des Autors: Dr. R. Baur, Anatomisches Institut der Universität,
Pestalozzistraße 20, 4000 Basel (Schweiz)

Curriculum vitae

Am 12. September 1940 wurde ich, Rolf Baur, Bürger von Basel, als Sohn des Franz Baur, Beamter in Basel, und seiner Gattin Louise, geb. Osswald, in Basel geboren.

Ich besuchte in Basel die Primarschule und anschließend das Humanistische Gymnasium, wo ich im Frühjahr 1960 das Maturitätszeugnis erhielt. Im gleichen Jahr immatrikulierte ich mich an der Basler Universität und besuchte im Laufe meiner Studien Vorlesungen und Kurse der folgenden Dozenten:

Philosophisch-Historische Fakultät: A. BÜHLER, H. FUCHS, K. SCHEFOLD, B. WYSS. Philosophisch-Naturwissenschaftliche Fakultät: H. ANNAHEIM, P. BEARTH, H. ERLLENMEYER, TH. FREYVOGEL, M. GEIGER-HUBER, R. GEIGY, E. HANDSCHIN, P. HUBER, J. HÜRZELER, L. JENNY, E. LANG, H. P. LAUBSCHER, H. NÜESCH, A. PORTMANN, M. REICHEL, H. SCHAUB, R. SCHENKEL, W. STINGELIN, L. VONDERSCHMITT, P. VOSSELER, H. ZOLLER. Medizinische Fakultät: K. S. LUDWIG, F. LABHARDT, R. SCHENK, G. WOLF-HEIDEGGER.

Die vorliegende Dissertation entstand an der Anatomischen Anstalt der Universität Basel unter der Leitung von Herrn Prof. K. S. LUDWIG und unter dem Patronat von Herrn Prof. A. PORTMANN, Vorsteher der Zoologischen Anstalt der Universität.

